

Série «Comment vivent-ils?»



*les fourmis
des bois*

ATLAS VISUELS PAYOT LAUSANNE

Dans nos forêts, nos campagnes, nos montagnes, et jusqu'aux portes de nos villes, vit encore (mieux qu'on ne pourrait le craindre) toute une société animale dont les figures peuplent nos mythologies intimes: aigles, renards, cerfs, chamois, chouettes, coucous... Mais qui peut se vanter d'avoir pénétré l'intimité de ces farouches voisins?

Entre nos autoroutes, nos supermarchés et nos centrales nucléaires s'ouvrent de larges espaces plus ou moins préservés, des lieux de vie (biotopes) où la nature a gardé ses droits. Le promeneur sait-il quel tissu de relations unit les multiples formes de vie dans le moindre ruisseau, le moindre bosquet?

Les ATLAS VISUELS PAYOT sont l'œuvre de naturalistes de terrain qui s'attachent à faire le tour d'un sujet dont ils sont familiers: telle espèce animale, tel milieu naturel pris dans son ensemble. Un texte clair, d'accès facile, des photographies dont la beauté est inséparable de leur intérêt documentaire, ainsi que des dessins, des cartes, des schémas quand l'exposé l'exige, fournissent au lecteur une information aussi complète que possible. Plus concrètement que des ouvrages à caractère encyclopédique, chacune de ces monographies montre que la découverte de la nature, si elle exige un minimum de connaissances et une certaine assiduité, reste à la portée de tous.

A l'heure où, face aux menaces qui pèsent sur notre environnement, les naturalistes et les «milieux avertis» interpellent d'une manière de plus en plus pressante un public souvent désorienté et vite lassé, une connaissance vécue de la nature (même si elle reste forcément limitée) sera le plus solide fondement d'une prise de conscience des responsabilités individuelles et collectives dans ce domaine. La collection des ATLAS VISUELS n'a d'autre ambition que d'y contribuer.

DANIEL CHERIX

Les fourmis des bois ou fourmis rousses

93 ILLUSTRATIONS ET SCHÉMAS EN COULEURS ET EN NOIR

Préface de Rémy Chauvin

Série « Comment vivent-ils? »
Volume 15

ATLAS VISUELS PAYOT LAUSANNE

Légendes couverture:

1^{er} plat: *Nourrissage, par une ouvrière de fourmis des bois, d'une future reine avant son vol nuptial.*

2^e plat: *Nid de type élevé de Formica lugubris.*

Collection Atlas Visuels Payot Lausanne:

- N° 1 *Les chamois et les bouquetins* (Pierre Hutter et Michel Glauser)
- N° 2 *Les cerfs et les chevreuils* (Georges Laurent)
- N° 3 *Les renards et les blaireaux* (Henri Blaser)
- N° 4 *L'aigle royal* (Gérard Ménatory)
- N° 5 *Les chouettes et les hiboux* (Hugues Baudvin)
- N° 6 *Le coucou* (Jean-Claude Chantelat et Gérard Ménatory)
- N°s 7-8 *Les quatre saisons de la rivière* (Michel Fellrath)
- N° 9 *Les marmottes* (Reto Wieser)
- N° 10 *Criquets, sauterelles et espèces voisines* (Alain Guégen)
- N° 11 *Le lièvre et le lapin de garenne* (Dominique et Serge Simon)
- N° 12 *Les sangliers* (Dominique et Serge Simon)
- N°s 13-14 *Le jardin naturel* (Urs Schwarz)
- N° 15 *Les fourmis des bois ou fourmis rousses* (Daniel Cherix)
- N° 16 *L'étourneau sansonnet* (Philippe Clergeau)

Crédit photographique:

Helmut Barth (37, 39, 46, 48, 49, 60, 81) tirées du Film „Die Roten Waldameisen fleissige Forstarbeiter“ – 1986. Wolfgang Bauer (6, 7, 8, 9, 12, 50, 61, 82). Jean-Luc Berthoud (84). Marc Burgat (4, 67). Alexandre Cotty (77). Anne-Lise Dutoit (25). Laurent Keller (couverture). Cécile Maddalena-Feller (2). Nicolas Perrin (72, 73).

Toutes les autres photos sont de l'auteur.

Les photos au microscope électronique à balayage ont été réalisées au Centre de Microscopie Electronique de l'Université de Lausanne.

Les figures ont été préparées en grande partie par Cécile Maddalena-Feller.

Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement, sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé) sans l'autorisation écrite de l'éditeur.

Préface

Mon excellent collègue Cherix est comme moi un amoureux des fourmis. Chez moi-même et chez lui sans doute, cette passion remonte à l'enfance. Nous pourrions dire, comme le poète :

*Et mes plus jeunes pas ont suivi le silence
Qui m'entraînait au loin dans l'ombre et ses secrets*

Dans l'ombre du bois où se trouve la fourmilière des fourmis rousses. Celui-là nous comprendra qui a éprouvé un choc devant la cité complètement autre, tellement éloignée des hommes et dont pourtant l'activité se rapproche de la nôtre, tout au moins quand on ne la regarde pas de trop près... Si l'air est calme et le silence total, on entend comme un léger murmure, le piétinement innombrable des ouvrières que de lointaines pistes amènent du fond du bois vers la fourmilière, chargées des victuailles qu'elles y ont récoltées. Plus tard, si l'étonnement juvénile a fait place à la passion de l'âge mûr, le spécialiste des insectes sociaux apprendra que la réalité dépasse tout ce qu'il pouvait croire; les activités des fourmis, que l'on imagine minuscules comme leur taille, ne sont point si minuscules quand on évoque leur nombre énorme: une de nos fourmilières de fourmis rousses compte facilement un million de fourmis, qui peuvent amasser par jour près d'un kilo de viande d'insectes et autant de liqueur sucrée empruntée aux pucerons des arbres. C'est qu'il faut nourrir les innombrables larves qui éclosent à la cadence de plusieurs par minute, jour et nuit, puisque la fourmilière ne dort pas, pas plus que la ruche. Les reines, qui sont au nombre de plusieurs milliers, et pondent de vingt à trente œufs par jour, pourvoient au renouvellement et à l'accroissement de la population; or – on n'y prête pas assez d'attention – les provisions sont acheminées, les jeunes élevés, le matériel de construction amené à pied d'œuvre, et les détritus éliminés dans un ordre parfait, bref la gestion est assurée, *mais il n'y a pas de gestionnaire*. Comme on le sait, les reines sont des machines à pondre, mais ne donnent pas d'ordres; nous ignorons encore le mécanisme de cette administration sans administrateur...

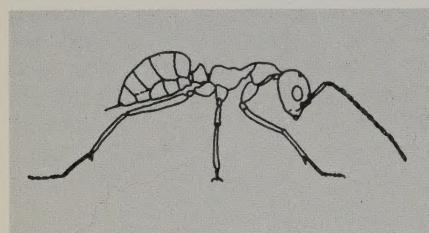
Mais il y a plus étonnant encore: c'est le phénomène des super-colonies. Je le rappelle d'autant plus volontiers que mon collègue Cherix a fait paraître sur lui des travaux remarquables: il s'agit du cas où les fourmilières se fédèrent et forment des super-colonies de plusieurs centaines de millions d'individus, répartis en des centaines de fourmilières qui se touchent presque; entre les colonies se trouve un système de routes stables, dont on peut dresser la carte, le long desquelles se fait un trafic intense. A quoi correspondent-elles? Ne faut-il pas y voir l'émergence de phénomènes sociaux plus compliqués encore que ceux que nous connaissons, car ils transcenderaient cette fois l'unité de base (qui ne serait plus la fourmi, mais la fourmilière)? Nous ne pouvons encore répondre à ces questions. Mais le beau livre de Cherix nous montre que si les fourmis ont de tout temps fasciné les hommes, ce n'est point sans quelque raison...

Rémy CHAUVIN
professeur émérite à la Sorbonne
(Université René Descartes)

Introduction

Aspects historiques

Il n'est pas besoin d'être un entomologiste distingué pour savoir que la classe des insectes a une origine fort lointaine qui remonte à l'ère primaire, c'est-à-dire à plus de 400 millions d'années. Le fossile de fourmi le plus ancien reconnu et accepté par la majorité de la communauté scientifique ne date que de la dernière partie de l'ère secondaire (Crétacé supérieur) et est âgé de 100 millions d'années environ. Il s'agit du **Sphecomyrmex freyi** (1), qui possède à la fois des caractères des fourmis et des caractères des guêpes solitaires appartenant à la famille des *Tiphidae*. C'est à partir de l'ère tertiaire que les fourmis vont se diversifier. Grâce aux nombreux fossiles découverts dans l'ambre (résine fossile), nous pouvons reconnaître dès cette époque des espèces qui ressemblent étrangement aux espèces actuelles.



1 *Ancêtre fossile des fourmis (Sphecomyrmex freyi) découvert dans l'ambre du Crétacé supérieur. Les principaux caractères de type fourmi sont la capsule céphalique, le premier article de l'antenne (le scape), le pétiole et l'aiguillon, alors que les caractères de type guêpe sont les mandibules et le thorax (d'après Wilson, 1971).*

Si l'on connaît aujourd'hui plus d'un million d'espèces d'insectes, les fourmis n'en représentent guère plus de 1%, soit environ 12000 espèces. Cependant de nombreux scientifiques admettent que nous ne connaissons que le quart des espèces d'insectes vivant à la surface du globe, si bien que l'on peut imaginer que le nombre réel d'espèces de fourmis pourrait atteindre 50000. Ces chiffres nous laissent penser que les fourmis sont peu abondantes, il n'en est rien. Avec un nombre d'espèces relativement bas pour une famille d'insectes, le nombre d'individus peuplant notre planète est en revanche impressionnant. Ainsi par exemple, en Amérique du Sud, une colonie adulte de la fourmi champignoniste du genre **Atta** peut compter plus de 3 millions d'individus, en Afrique, une société de la fourmi nomade du genre **Anomma** (2) comprend parfois jusqu'à 20 millions d'individus, enfin sur le continent européen, une super-colonie de fourmis des bois du Jura vaudois, sur laquelle nous reviendrons abondamment par la suite, formée de plus de 1200 fourmilières occupant une surface de 70 hectares, possède une population dépassant les 100 millions d'individus.

Dès lors qu'importe le nombre d'espèces face à ces nombres impressionnantes: nous devons l'admettre, les fourmis ont réellement conquis la surface du globe. Même dans nos villes, elles représentent la moitié de l'ensemble des insectes que l'on peut y découvrir.



2 Piste de fourmis nomades en Afrique (*Anomma sp.*). Ces sociétés sont caractérisées par une reine unique, des ouvrières et des soldats dont la taille dépasse 1 cm. Tous ces individus sont aveugles. Tous les huit jours environ, la société déménage et parcourt plusieurs centaines de mètres jusqu'au prochain bivouac.

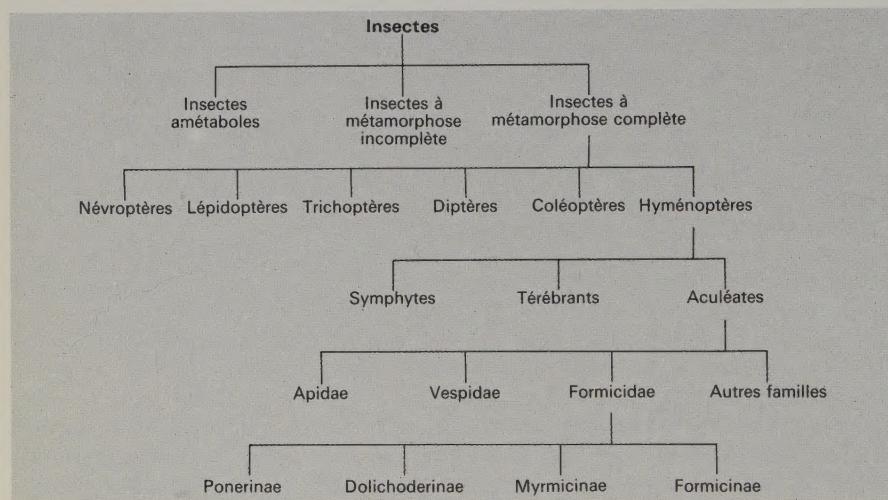
Une telle domination a fasciné l'homme depuis des temps reculés et l'on trouve dès la plus haute Antiquité les traces de l'admiration que témoignaient les anciens à l'égard de ces insectes. La fourmi et la «fourmi blanche» (le termite) sont souvent associées dans le culte qui leur était rendu. Elles représentaient les épouses du dieu Amma pour les Dogons d'Afrique centrale. De surcroît, ces insectes apparaissent soit comme des ancêtres des hommes, soit comme leurs descendants. Ainsi les Myrmidons qui repeuplèrent l'île d'Egine ne seraient rien d'autre que des fourmis métamorphosées en hommes par Zeus.

De nombreux auteurs grecs et latins vantèrent la sagesse et l'intelligence de ces insectes. Parmi les premières observations rationnelles qui nous sont parvenues, citons l'œuvre de Pline l'Ancien («*Histoires des Animaux*»). Puis il faut attendre le XVIII^e siècle pour que l'étude des fourmis ou **myrmécologie** (du grec «*myrmex*» – la fourmi) prenne son essor.

M. de Réaumur (1683-1757) a consacré tout un mémoire à l'histoire des fourmis. Malheureusement ce manuscrit resta ignoré ou fut égaré pendant plus de cent quatre-vingts ans. Le myrmécologue américain W.M. Wheeler le découvrit en 1925 dans les archives de l'Académie des sciences de Paris! Plusieurs Suisses, d'ailleurs, firent œuvre de pionniers dans ce domaine, notamment le Genevois Pierre Huber (1777-1840) dont l'ouvrage «*Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes*», publié en 1810, fut longtemps considéré comme la bible de la myrmécologie. Puis nous trouvons Edouard Bugnion (1845-1939), Carlo Emery (1848-1925), Auguste Forel (1848-1931). Forel fut l'un des plus grands, si ce n'est le plus grand, myrmécologue de tous les temps; auteur de plus de 250 publications sur les fourmis, il a décrit environ 3500 espèces ou formes nouvelles. Aujourd'hui, de nombreux chercheurs se penchent sur ces insectes et les résultats de leurs travaux permettent peu à peu de comprendre leur surprenante biologie.

Place des fourmis dans le régime animal

Les fourmis appartiennent à l'ordre des *Hyménoptères*, groupe très vaste quoique bien défini et assez distinct des autres insectes supérieurs (3). Le nombre d'espèces décrites s'élève à plus de 280 000. Ce sont des insectes **holométaboles**, c'est-à-dire dont le développement passe par les stades suivants: œuf - larve - nymphe - imago (adulte parfait), et dont la larve diffère fondamentalement de l'imago. Leur taille varie de 0,1 mm pour les plus petits à plus de 6 cm. Ils sont munis de pièces buccales de type broyeur ou broyeur-lécheur, et normalement les adultes possèdent deux paires d'ailes membraneuses (d'où vient leur nom d'*Hyménoptères*: «ailes en membranes»). Toutefois, dans certains cas, les ailes peuvent être réduites ou manquer totalement.



3 Place des fourmis parmi les insectes.

Chez les femelles des Hyménoptères, l'abdomen est toujours porteur d'un organe particulier qui est soit **tévébrant** (du latin *terebrare*, percer), qui sert de tarière, soit **vulnérant**, sous la forme d'un aiguillon (4).

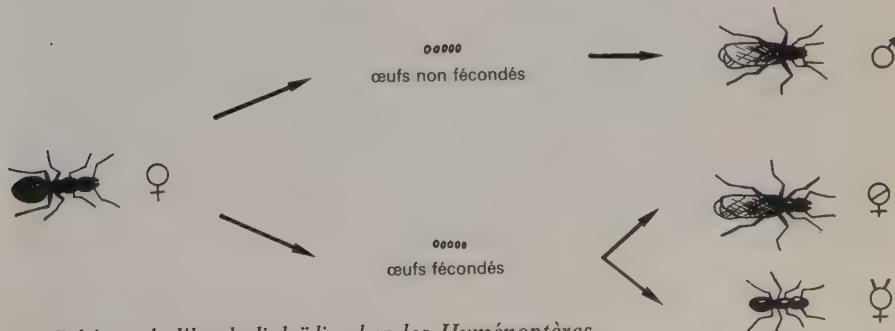
Les Hyménoptères, d'une manière générale, ont un mode de reproduction qui les distingue de tous les autres insectes: le sexe mâle est déterminé d'une manière très particulière. Les mâles naissent d'œufs non fécondés, c'est-à-dire **haploïdes** (possédant un seul lot de chromosomes), alors que les femelles sont issues d'œufs fécondés (**diploïdes**, possédant deux lots de chromosomes, un lot paternel et un lot maternel). Ce système génétique très particulier est qualifié d'**haplodiploïdie** (5). Cette découverte est due à un apiculteur de Silésie (Allemagne) nommé Dzierzon qui, au siècle passé, a démontré cette particularité chez l'abeille domestique en se fondant sur ses observations de reines non fécondées, d'ouvrières orphelines et de vieilles reines.



4 Hyménoptère térébrant de la famille des Ichneumons. Cette *Rhyssidae* persuasive femelle est en train de pondre à travers l'écorce pour déposer son œuf sur le dos d'une larve d'insecte – habituellement de la famille des Siricidae (Hyménoptères) ou des Cérambycidae (Coléoptères) – vivant à l'intérieur du bois. Le déroulement de la ponte dure de 20 à 30 minutes. La taille de la femelle, y compris sa tarière, peut atteindre 8 cm!

Laissons là ces généralités et penchons-nous plus en détail sur la définition et les caractéristiques des insectes sociaux. Il importe de savoir quelles sont les étapes qui conduisent de l'insecte solitaire à l'insecte social.

On peut résumer cette évolution de la manière suivante: après l'accouplement un insecte solitaire de sexe femelle va pondre ses œufs et disparaître. Dans une première étape, les membres d'une même génération utilisent le même nid et coopèrent dans les soins au couvain (œufs, larves et nymphes). Par la suite, à l'état semi-social, apparaît une division du



5 Schéma de l'haplodiploïdie chez les Hyménoptères.

travail au niveau de la reproduction: une caste d'ouvrières prend soin des jeunes de la caste des reproducteurs. Finalement nous arrivons à l'état eusocial où nous trouvons en plus de l'étape précédente un recouvrement des générations, si bien que les descendants assistent leurs parents dans des sociétés annuelles ou pérennes telles que nous les trouvons chez les fourmis.

Ainsi une société de fourmis va comprendre une série d'individus chargés de la reproduction — les **reines** et les **mâles** — et d'individus en principe stériles — les **ouvrières** — chargés de l'élevage du couvain, de la construction et de l'entretien du nid et de la récolte de nourriture.

La fourmi: morphologie, anatomie et systématique

Comme celui de tous les insectes, le corps d'une fourmi est formé de trois parties principales: tête, thorax et abdomen; la tête porte les antennes, les yeux, les ocelles et les pièces buccales. Parmi les pièces buccales, il faut remarquer les mandibules très robustes chez les fourmis des bois, servant à mordre, pincer, déchiqueter... (6). L'une des différences majeures existant entre une reine ou un sexué femelle (future reine avant le vol nuptial et porteuse de deux paires d'ailes) et une ouvrière, mis à part la taille et l'absence d'ailes chez les ouvrières, est le développement important d'un segment du thorax, le **mésonotum**, sur lequel vont s'articuler les ailes. Alors que les ailes des mâles sont solidement articulées



6 *Ouvrière de F. polycetena avec les mandibules ouvertes. Cette espèce habite de préférence en plaine et compte des sociétés qui peuvent atteindre parfois plus d'un million d'ouvrières.*



7 Sexué ailé femelle (= future reine) de *F. polyctena*. On remarque le développement important du mésonotum, sorte de plaque très rigide.

au mésonotum, comme chez les autres Hyménoptères, celles des sexués femelles ne le sont que faiblement et tombent très facilement (7, 8). Car si le mâle meurt peu après son accouplement avec une femelle, cette dernière, une fois fécondée, va vivre en revanche des années. Dès lors, elle n'a plus besoin de ses ailes et s'en débarrasse elle-même à l'aide de ses pattes. Les mâles sont caractérisés par une tête beaucoup plus petite que celle des sexués femelles; leurs yeux composés prennent une grande importance, mais leurs mandibules sont atrophiées (9).

Enfin, pour terminer ce rapide survol de la morphologie de la fourmi, relevons au niveau du tibia la présence d'un **éperon**. Articulé à son extrémité inférieure, cet appendice est souvent garni de poils formant une sorte de peigne, servant au nettoyage des antennes, organes fondamentaux chez les fourmis (10). Une fourmi sans antennes est une fourmi morte!

En ce qui concerne l'anatomie interne, il faut noter quelques particularités des fourmis, dont la plus importante est le **jabot** ou **estomac social**. Cet organe de première importance sert de réservoir alimentaire. Il peut arriver à distendre les anneaux du gaster et contenir des quantités très élevées de nourriture sous forme liquide. Cette nourriture stockée provisoirement dans l'estomac social peut être redistribuée aux autres membres de la société à l'aide de muscles permettant de dégurgiter tout ou partie de ce qui a été absorbé. On a donné à ces échanges le nom de **trophallaxie** (11).



8 Sexué ailé mâle de *F. polyctena*, dont la vie à l'état adulte est de brève durée (2 à 3 semaines).



9 Gros plan de la tête d'un mâle de *F. polyctena*. On remarque les mandibules atrophiées, qui ne lui permettent pas de se nourrir, les yeux composés, de grande taille, pour repérer les sexués femelles.

10 *Tête d'une ouvrière de la fourmi du pharaon (*Monomorium pharaonis*). On remarque les deux parties principales des antennes, la première constituée d'un seul article allongé (le scape) et la deuxième comprenant onze articles, les trois derniers formant une sorte de massue. Chaque article est recouvert de soies sensorielles. De plus, on peut apercevoir sur la patte antérieure gauche l'éperon servant au nettoyage des antennes (photo réalisée au microscope à balayage).*



D'autre part, les fourmis possèdent de très nombreuses glandes sur lesquelles nous reviendrons par la suite, mais dont deux méritent une attention toute particulière: la **glande à poison** et la **glande de Dufour**. Chez les fourmis des bois, la première nommée va produire et contenir l'acide formique (concentré à plus de 50%!), qui grâce à un jeu de muscles très puissants peut être projeté à grande distance (plus de 1 mètre), servant d'arme chimique (48). Cette émission a lieu en même temps que celle des substances contenues dans la glande de Dufour, comme des hydrocarbures et des alcools très volatils, qui jouent un rôle fondamental dans la communication entre individus. Ces dernières substances se regroupent sous le terme de **phéromones** (12).

Contrairement à leurs lointaines cousines les fourmis rouges, les fourmis des bois ne possèdent pas d'aiguillon et par conséquent ne piquent pas.

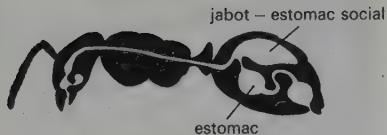
Du point de vue systématique, la famille des fourmis (**Formicidae**) est représentée par 4 sous-familles principales en Europe occidentale et septentrionale regroupant plus de 200 espèces (13, 14).

Ponerinae: fourmis primitives avec aiguillon, abondantes sous les tropiques, discrètes en Europe.

Dolichoderinae: fourmis assez évoluées, de petite taille, avec un aiguillon atrophié. Certaines espèces sont considérées comme des fléaux, telle la fourmi d'Argentine (**Iridomyrmex humilis**).

Myrmicinae: fourmis très abondantes, de taille petite à moyenne, avec un aiguillon, facilement reconnaissables à leur pétiole formé de deux nœuds et à leur démarche lente. On les appelle communément fourmis rouges, bien qu'une grande partie des espèces soient de couleur sombre, voire noire.

Formicinae: fourmis évoluées chez lesquelles l'aiguillon a disparu, mais qui sont capables de projeter de l'acide formique. Elles vivent en sociétés très organisées; parmi elles on trouve les fourmis des bois ou fourmis rousses (15).



11a) Coupe schématique d'une fourmi montrant le système digestif et surtout la présence du jabot, ou estomac social, et de l'estomac proprement dit. Grâce à un jeu de muscles particulier, ce qui est accumulé sous forme liquide dans le jabot peut être dégurgité.



11b) Echange de nourriture liquide entre deux ouvrières. L'ouvrière de gauche, qui est la sollicitante, tambourine la tête de sa congénère, qui est la donneuse, et qui place alors ses antennes vers l'arrière en signe d'acceptation (d'après Forel).



12 Posture caractéristique d'une ouvrière de *F. polycetena* lorsqu'elle projette le contenu de la glande de Dufour et de la glande à poison. Il s'agit d'une attitude agressive (ou défensive), qui est en plus caractérisée par l'ouverture des mandibules et la position particulière des antennes.

Les fourmis des bois appartiennent au genre **Formica** qui comprend quatre sous-genres: **Serviformica**, **Raptiformica**, **Coptoformica** et **Formica sensu stricto** (16). C'est dans ce dernier sous-genre que nous trouvons les différentes espèces de fourmis des bois, à savoir:

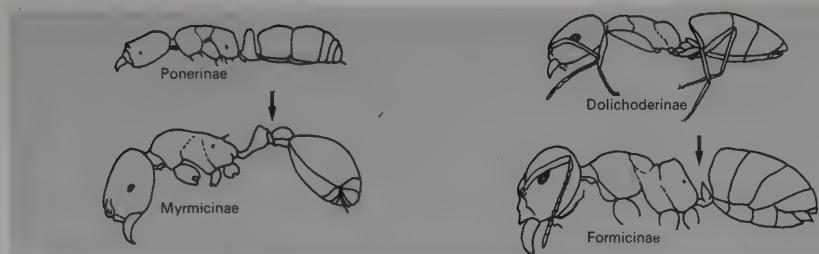
Formica rufa L.

Formica polycetena Foerst.

Formica lugubris Zett.

Formica aquilonia Yarrow.

Formica pratensis Retz.



13 Les quatre sous-familles principales de fourmis en Europe. Les Myrmicinae ou fourmis rouges sont caractérisées par un pétiole à deux nœuds alors que les Formicinae, auxquelles se rattachent les fourmis des bois, se reconnaissent à leur pétiole en écaille.



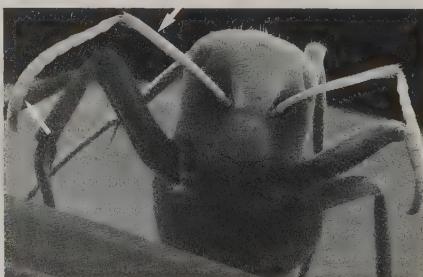
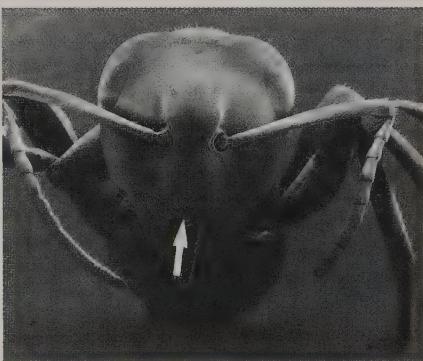
14 Nombre d'espèces de fourmis des principaux pays d'Europe occidentale.

Ces cinq espèces constituent le groupe **Formica rufa**, auquel certains ajoutent quatre espèces qui, à notre avis, en diffèrent tant par leur biologie que par certains caractères morphologiques. Il s'agit de **Formica uralensis** Ruzsky, **Formica truncorum** Fabr., **Formica yessensis** Forel et **Formica dusmeti** Em.

C'est en parcourant le cycle annuel des saisons que nous allons découvrir la biologie particulière des fourmis des bois.



15 Nid de fourmis des bois. D'une manière générale, ces nids sont caractérisés par un dôme construit à l'aide de matériel végétal.



16 Tête d'ouvrières de quatre sous-genres de *Formica*. De gauche à droite et de haut en bas: *Serviformica*, *Raptiformica*, *Coptoformica* et *Formica*.

Le printemps

Le réveil printanier

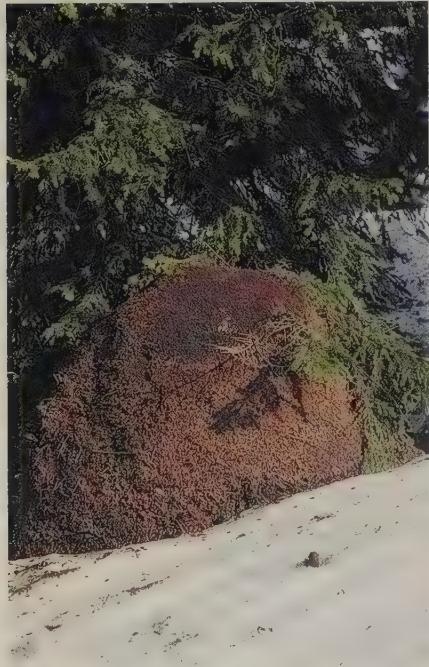
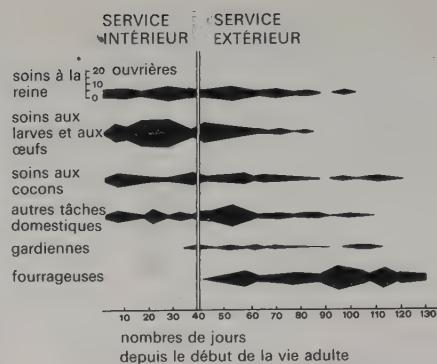
L'Europe est caractérisée par un climat tempéré qui s'exprime par quatre saisons assez marquées du point de vue thermique. Le printemps, pour les fourmis des bois, va consister dans le démarrage des activités saisonnières après le repos hivernal. En fait de repos, il s'agit d'un ralentissement général de l'activité et du métabolisme de tous les individus de la fourmilière pendant l'hiver. Dès lors, il n'y a pas de sommeil à proprement parler, mais seulement une hibernation pendant la mauvaise saison.

Il est évident que d'importantes différences existent entre les zones de plaine et les zones d'altitude, entre le sud et le nord de l'Europe. Mais si le réveil printanier débute parfois au mois de février pour les sociétés habitant des zones privilégiées, alors qu'il ne commencera qu'au mois d'avril ou parfois même en mai pour les sociétés des zones froides, les étapes de ce réveil demeurent les mêmes pour toutes les espèces.

Grâce à la forme des nids et à leur couleur, la neige va disparaître assez rapidement du sommet, et il n'est pas rare de mesurer à cette époque, au milieu de la journée, des températures pouvant dépasser 40°C à la surface du dôme. Cette chaleur va diffuser à travers le matériel de construction du nid et la température commencera à s'élèver lentement à l'intérieur de la fourmilière, affectant d'abord les zones supérieures où se trouvent quelques centaines d'ouvrières. Il s'agit d'ouvrières âgées appartenant au groupe des **fourrageuses**, c'est-à-dire les ouvrières participant aux activités du service extérieur (17). Les fourmis étant des animaux **poikilothermes** (dont la température corporelle suit les variations de celle du milieu), leur activité va dépendre de la température ambiante. Ainsi, les fourrageuses ayant hiverné dans les zones supérieures de la fourmilière vont, une fois réchauffées, gagner la surface du dôme afin de prendre un véritable bain de soleil. C'est à ce moment que va intervenir un phénomène très important: ces ouvrières vont servir de **messagères thermiques**. Une fois devenues actives à la surface (vu les températures élevées que l'on peut enregistrer au printemps par une journée ensoleillée), ces messagères vont rentrer dans la fourmilière et descendre dans les zones profondes du nid, où se tient la plus grande partie de la société. Chauffées par le soleil, ces messagères thermiques vont réactiver les autres ouvrières qui vont à leur tour gagner la surface. Ainsi, en quelques jours, voire une à deux semaines, la majorité de la société va venir prendre son bain de soleil (18, 19, 20). Si l'on sait que certains nids peuvent contenir jusqu'à un demi-million d'individus, il est parfois possible de rencontrer de véritables couches de fourmis recouvrant complètement la fourmilière.

Mais il n'y a pas que les ouvrières qui prennent leur bain de soleil. Suivant que la société est **monogyne** (une seule reine par société) ou **polygyne** (plusieurs reines par société), les reines participent plus ou moins activement à cette sortie. Dans le cas des sociétés monogynes, la reine est rarement visible, elle se tient dans la masse des ouvrières ou s'arrête dans

17 Représentation schématique de la division du travail chez les ouvrières de *F. polyctena*. On parle dans ce cas de polyéthisme temporel ou polyéthisme d'âge puisque, au cours de leur vie, les ouvrières s'occupent de différentes tâches. La durée de vie d'une ouvrière peut atteindre trois années, alors que les reines vivent plus de 10 ans. Les ouvrières âgées de moins de 40 jours de vie adulte s'occupent uniquement du service intérieur, puis passent progressivement au service extérieur (d'après Otto, 1958, et Passera, 1984).



18, 19, 20 Etapes du réveil printanier chez *F. lugubris*, dans le Jura suisse. On remarque l'apparition progressive des ouvrières à la surface de la fourmilière.

les zones supérieures de la fourmilière. Dans le cas des sociétés polygyynes, la situation est différente: les reines viennent aussi à la surface prendre leur bain de soleil. D'après nos résultats, chez **Formica lugubris**, les reines sont visibles entre 10 h et 13 h, et n'apparaissent guère qu'une seule fois à la surface. Dans le cas de la super-colonie de **F. lugubris** du Jura suisse, le réveil printanier dure habituellement deux semaines (fin avril-début mai).

Au début, seules les ouvrières se retrouvent à la surface. Leur nombre augmente rapidement après 3 à 4 jours. A ce moment, on voit apparaître les premières reines (5 à 10). Puis au bout d'une semaine, si le temps est ensoleillé, ce sont des centaines de reines qui arrivent à la surface (21, 22, 23). Nous avons pu en dénombrer parfois plus de 800 en une seule matinée! Après cette apparition en masse, ellesredisparaîtront toutes à l'intérieur du nid et on ne les verra plus jusqu'au printemps suivant.

Précisons que ces manifestations spécifiques de la fourmi des bois sont parfois beaucoup plus discrètes dans les fourmilières situées dans des régions chaudes ou de plaine, en raison des températures plus clémentes et du réchauffement beaucoup plus régulier, qui atténuent les contrastes de température entre le jour et la nuit.



21, 22, 23 *Après le réveil massif des ouvrières, on assiste à l'apparition des reines à la surface. Afin de reconnaître chaque reine dans les sociétés polygynes, il est nécessaire de les marquer. A cet effet, nous utilisons les peintures (cinq couleurs différentes) que les apiculteurs emploient pour marquer la reine, changeant de couleur chaque année.*

Les premiers travaux saisonniers

Après le réveil printanier, les membres de la société vont pouvoir se remettre à leurs activités. Toutefois, le sol aux alentours de la fourmilière étant parfois encore recouvert de neige, les premières activités vont se concentrer sur et dans la fourmilière. Suivant les régions, le poids de la neige tombée en abondance a provoqué un léger tassement du nid pendant l'hiver, et les ouvrières vont réaménager les zones supérieures de la fourmilière en déplaçant de façon plus ou moins ordonnée le matériel utilisé dans la construction du nid. D'autre part, il n'est pas rare que le nid ait été endommagé par différents prédateurs au cours de l'automne ou



24 Fourmilière de *F. lugubris* fortement endommagée par des pics.

de l'hiver précédent (24) (voir le chapitre «L'hiver»). La remise en état de la fourmilière consiste à déplacer les brindilles de petite taille au sommet du dôme et à laisser les grandes brindilles assurer une sorte de charpente à l'intérieur. Les petites brindilles (aiguilles de sapins et d'épicéas) vont assurer l'imperméabilité du nid, puisqu'elles forment une couche de plusieurs centimètres (3 à 10 cm).

Structure de la fourmilière

La structure de la fourmilière est un facteur très important pour la survie de l'espèce, et les fourmis des bois ont développé à ce sujet un savoir-faire absolument étonnant, puisque cette construction va non seulement permettre à la société de passer la mauvaise saison à l'abri du froid, de supporter des masses de neige importantes sans risquer la destruction complète, mais aussi d'établir une régulation thermique ou, si l'on préfère, le maintien d'une température constante durant la majeure partie de l'activité estivale.

On peut se demander si chaque espèce de fourmi des bois a une construction propre. Il est clair que suivant les espèces on peut voir se dessiner des tendances; par exemple *F. pratensis*, dont les fourmilières se trouvent le plus souvent dans des milieux ouverts, aura un mode de construction légèrement différent, mais ces différences reflètent plus souvent les conditions externes (que l'on désigne sous le terme de facteurs abiotiques) qu'une spécificité de chaque espèce (32, 33, 34, 35). Par



25 Ouvrières de *F. pratensis* participant à la reconstruction de leur fourmilière au printemps. On remarque que le matériel de construction est principalement constitué de chaumes de graminées.

exemple, les matériaux de construction peuvent être très variés suivant ce que les ouvrières trouvent à récolter: aiguilles de conifères, brindilles d'herbes sèches, résine, petits cailloux, etc. (25, 26).

Une société de fourmis des bois habitant l'intérieur d'une forêt de feuillus et disposant d'un sol profond aura tendance à construire des nids dont la base sera très large, et l'on remarquera tout autour de la partie



26 Fourmilière de *F. lugubris* à la surface de laquelle les ouvrières ont déposé des boulettes de poix de couleur claire. Ce matériel particulier n'est utilisé qu'au printemps.



27 Fourmilière de *F. pratensis* occupant une dune, au Danemark. La partie grise entourant la fourmilière correspond à la zone de terre remuée, dans le cas présent du sable.

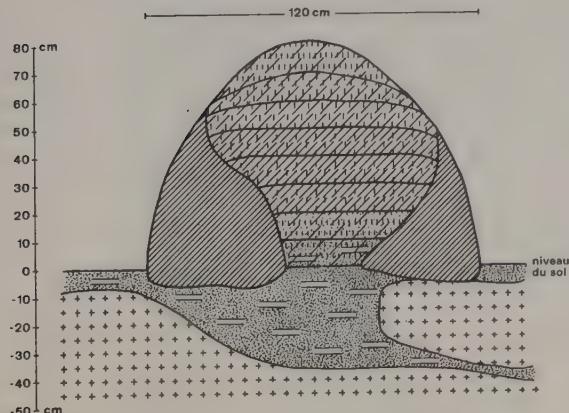
épigée (c'est-à-dire qui s'élève au-dessus du sol) une zone de terre remuée que les chercheurs allemands désignent sous le terme de «Erdauswurf» (27). Dans ce cas, un important réseau de galeries va se trouver sous la surface du sol et abritera une grande partie de la population. Bien que ce genre de nids soient moins impressionnantes, ils sont très populaires et il n'est pas rare d'y trouver plus de 500000 ouvrières et quelques milliers de reines. Lorsque le sol est peu profond et que les fourmis n'ont pas la possibilité de creuser, la roche mère affleurant à la surface du sol, les nids seront élevés et ne posséderont pas cette zone de terre remuée en périphérie (28, 29). De plus, dans ce cas, nous avons pu mettre en évidence une particularité étonnante: la présence d'une couronne de tourbe s'élevant du sol jusqu'à la moitié environ de la partie épigée de la construction (30, 31). A notre avis, cette tourbe compacte joue plusieurs rôles: soutien de la fourmilière, isolation thermique et protection même de la société. On peut émettre différentes hypothèses pour tenter d'expliquer la présence de cette couronne de tourbe. Ce type de fourmilière se rencontre presque exclusivement dans des zones froides et caractérisées par un sol peu profond. Au fur et à mesure de la construction de la fourmilière, les ouvrières abandonnent les zones périphériques, soumises aux intempéries (pluie, ruissellement de l'eau, neige). Cela entraîne le tassement et l'altération du matériel de construction qui n'est plus touché par les ouvrières et qui va se transformer petit à petit en tourbe compacte.

D'une manière générale, les nids débutent à proximité d'une souche d'arbre ou sur un groupe de racines courant à la surface du sol, mais il est aussi possible de rencontrer des fourmilières qui n'ont pas de souche



28, 29 Fourmilières de *F. lugubris* de type élevé.

en leur centre. Le choix de l'emplacement du nid va dépendre de nombreux facteurs, dont l'ensoleillement, la proximité des sources de nourriture, la qualité du sol sont parmi les plus importants. On pourrait penser, d'après ce qui précède, que la forme et la taille d'une fourmilière vont nous renseigner sur son âge. Il convient de se méfier, bien que les grands nids soient en règle générale plus âgés que les nids de petite taille. Mais dans certaines conditions, les nids atteignent assez tôt leur taille optimale, qui



	aiguilles
	brindilles
	tourbe compacte
	terre
	racines
	pierraz (lapiaz)

30 Coupe schématique d'une fourmilière de *F. lugubris*. Ce type de construction se rencontre principalement chez les espèces habitant des milieux à climat rude.



31 Coupe d'une fourmilière de *F. lugubris* où l'on voit distinctement à gauche et à droite les zones de tourbe compacte.

est parfois modeste. On peut relever cependant les tendances générales suivantes: les nids aplatis reflètent des conditions climatiques favorables, alors que des nids élevés indiquent un climat plus rude où les fourmis s'efforcent d'optimaliser la construction de leur nid de manière à profiter au maximum de l'ensoleillement (32, 33, 34, 35). Comme nous l'avons déjà signalé, la forme et la couleur sombre du nid vont en faire un excellent capteur solaire. Cela, mis en relation avec la régulation thermique dont nous allons reparler plus tard, explique que la majorité des espèces de fourmis des bois construisent leurs nids à la lisière des forêts, dans des clairières ou dans des zones forestières peu denses. De plus, elles orientent leurs fourmilières préférentiellement au **sud-est**, ce qui leur assure un maximum d'ensoleillement, au moins durant les premières heures de la journée.

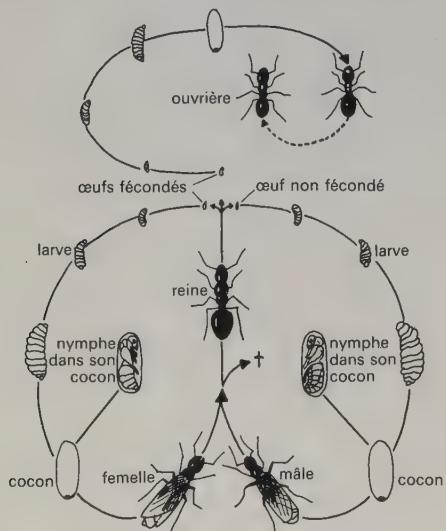
Ponte des œufs d'hiver

Chez toutes les espèces de fourmis des bois, il n'y a pas de couvain hivernant, c'est-à-dire que seules les ouvrières adultes et les reines passent



32, 33, 34, 35 Les quatre types principaux de fourmilières de fourmis des bois. (32) *F. rufa*, nid parfois assez élevé. (33) *F. polyctena*, grand nid assez aplati lorsqu'il se trouve en forêt. (34 voir 4^e page de couverture) *F. lugubris*, nid de type élevé. (35) *F. pratensis*, nid de taille plutôt modeste, habituellement en prairie.

l'hiver dans la fourmilière. Le réveil printanier terminé, les reines regagnent l'intérieur de la fourmilière et se mettent à pondre leurs premiers œufs de la saison que l'on appelle *œufs d'hiver*. Ces œufs sont caractérisés par une taille supérieure à celle des œufs d'été et par des réserves importantes. Ils vont se développer et donneront les sexués ailés mâles et femelles qui quitteront la fourmilière pour effectuer leur vol nuptial (36).



36 Cycle et développement des œufs. A l'écllosion des œufs apparaissent tout d'abord de petites larves apodes, en général peu mobiles, qui, après trois mues successives, vont s'entourer d'un cocon, duquel sortira, après une période de latence, la fourmi adulte. Les ouvrières peuvent être de dimensions variables suivant la quantité et la qualité de nourriture reçue pendant leur vie larvaire. Sont représentés ici les trois types d'œufs: œufs d'hiver (mâles et femelles) et œufs d'été (ouvrières).

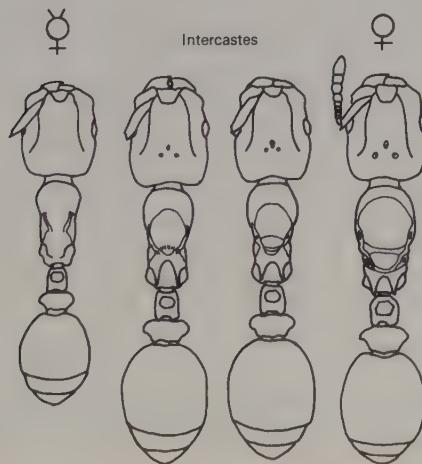
L'été

Le devenir des œufs d'hiver

Le développement des œufs d'hiver va durer de 35 à 45 jours, en passant par tous les stades caractéristiques, à savoir le stade larvaire, le stade nymphal et le stade adulte (37). Comme nous l'avons déjà souligné, ces œufs d'hiver (en fait, pondus au printemps) sont caractérisés par une taille importante. Il faut savoir qu'ils contiennent des quantités non négligeables d'**acide ribonucléique**, substance intervenant dans la synthèse des protéines. Au départ ces œufs sont bipotentiels et leur orientation (en ouvrière ou en sexué femelle) va dépendre de la qualité de l'alimentation que recevront les larves issues de ces œufs. Si le nombre d'ouvrières nourrices est élevé (de l'ordre du millier), les larves se développeront en sexués femelles, tandis que dans le cas contraire nous n'obtiendrons que des ouvrières ou parfois ce que l'on appelle des **intercastes** (sorte d'individu intermédiaire entre une ouvrière et une reine) (38). Les ouvrières nourrices sont de jeunes ouvrières nées au courant de l'été précédent, qui vont accumuler des réserves en fin de saison sous forme de graisses (lipides). Elles sont facilement reconnaissables à leur abdomen gonflé. Ces réserves



37 *Emergence d'un sexué femelle. Le tégument est encore mou et ne deviendra rigide qu'après quelques heures à l'air libre. Les ailes ne sont pas encore dépliées.*



38 *Il est relativement fréquent de rencontrer chez les fourmis des individus qui présentent des caractères morphologiques intermédiaires. On peut suivre ainsi, par exemple, le développement progressif des structures thoraciques de plus en plus complexes au fur et à mesure que l'on se rapproche de la reine typique. Le cas présenté ici est celui d'*Harpagoxenus sublaevis* (adapté de Buschinger et Winter, 1975).*

serviront de nourriture aux jeunes larves de sexués, leur assurant partiellement une nourriture très riche, au moins en ce début de saison où les proies sont encore rares.

Afin d'éviter toute interaction de la part des reines sur le développement de ces œufs, ceux-ci sont isolés. En effet, ces œufs sont pondus dans les

zones supérieures de la fourmilière, les reines gagnant les profondeurs du nid sitôt cette première ponte achevée. Il n'est pas rare de constater que ces conditions ne sont pas remplies, ce qui entraînera la non-production de sexués femelles.

En ce qui concerne les mâles, tout va dépendre non pas du bon vouloir de la reine, mais, semble-t-il, de la température. Nous avons vu que les mâles sont issus d'œufs non fécondés. Si la température à l'intérieur de la fourmilière, lors de la ponte des œufs d'hiver (39), est inférieure à 19°C, les muscles agissant sur la spermathèque et permettant le passage des spermatozoïdes stockés ne pourront être activés et l'œuf pondu sera émis sans avoir été fécondé. Suivant certains chercheurs allemands, les nids peu ensoleillés ne produiraient que des mâles, alors que les nids recevant un maximum d'ensoleillement produiraient des femelles. Cette théorie, séduisante mais difficile à vérifier, ne semble pas toujours «coller» à la réalité des faits, surtout lorsque nous sommes en présence de sociétés polygynes. Il n'est pas rare, dans ces conditions, d'assister à la production de mâles et de femelles dans la même fourmilière. Sur un échantillon de plus de 100 fourmilières d'une colonie polycalique de *F. lugubris*, 50% des nids n'ont pas produit de sexués, 23% ont produit des mâles et des femelles, 18% des mâles et 9% des femelles uniquement (40). Nous ne possédons malheureusement que peu d'indications sur le nombre de



39 Ponte d'une reine de *F. polycetena*.

sexués produits chaque année par société, mais on peut avancer le chiffre de 5000 à 10000 pour une fourmilière. Si ces chiffres paraissent énormes, il faut savoir que moins d'une femelle sur mille réussira à franchir toutes les étapes jusqu'à la fondation d'une nouvelle société.



40 Sexués mâles à la surface d'une fourmilière juste avant le vol nuptial. A ce moment, les individus sont très excités, battent des ailes, tentent même parfois de s'accoupler entre eux.

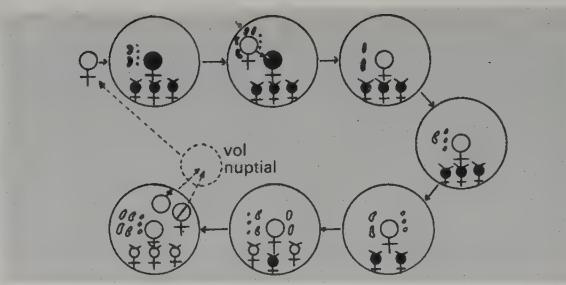


41 Sexué femelle ayant quitté sa fourmilière d'origine pour le vol nuptial. Les qualités de vol, assez médiocres, sont aussi influencées par le poids des individus, qui peut atteindre et dépasser 30 mg. C'est pourquoi il est fréquent de rencontrer sur la végétation des sexués femelles grimpant au sommet pour reprendre leur vol.

Vol nuptial et fondation

Ces étapes seront, dans l'ordre, l'envol pour le vol nuptial (41), l'accouplement des femelles avec un ou plusieurs mâles (l'accouplement s'effectue au sol, ces individus étant trop lourds pour s'accoupler dans les airs); l'arrachage des ailes, désormais inutiles, des futures reines; la

42 *La fondation par parasitisme social temporaire chez les fourmis des bois (en blanc). Les ouvrières hôtes appartenant au sous-genre *Serviformica* sont représentées en noir. A noter que ces dernières fondent leurs sociétés de façon indépendante.*



recherche d'une société de fourmis d'une autre espèce pour assurer la fondation proprement dite de la future société. Nous abordons ici un aspect tout à fait remarquable de la biologie des fourmis des bois, sur lequel il convient de s'arrêter un instant.

Les femelles fécondées des fourmis des bois sont incapables de fonder à elles seules leur propre société. Elles doivent parasiter une société *d'une autre espèce de fourmis* en usurpant la place de la reine, ou alors être acceptées dans une société polygyne de la même espèce, qui peut fort bien être la société dont elles sont issues: deux possibilités qui ne vont pas sans pertes énormes. En effet, dans le premier cas, que l'on désigne sous le terme de *parasitisme social temporaire* (puisque il ne durera que le temps nécessaire à la reine pour produire ses premières ouvrières) (42), il faut que la reine des fourmis des bois fraîchement fécondée puisse pénétrer dans une fourmilière de l'une ou l'autre des espèces appartenant au sous-genre, bien dénommé, **Serviformica**. Une fois à l'intérieur de la fourmilière hôte, la jeune reine devra encore arriver jusqu'à la reine, la tuer pour prendre sa place. Si elle réussit, elle pourra alors se mettre à pondre ses premiers œufs, qui seront pris en charge par les ouvrières hôtes, ce qui leur permettra de se développer et d'atteindre le stade adulte.

On peut se demander pourquoi les ouvrières se laissent «berner» aussi facilement et acceptent une nouvelle reine, de surcroît étrangère! Nos connaissances actuelles nous permettent d'imaginer l'explication suivante. La reconnaissance individuelle chez les fourmis, comme chez une majorité d'insectes, est fondée sur la production et la perception d'odeurs spécifiques.

Ces odeurs sont en fait des substances chimiques volatiles et odorantes que l'on regroupe sous le terme d'**écomones** et qui comprennent le groupe des **phéromones** et celui des **allomones** (43). Ces diverses substances sont produites par des glandes et sont sécrétées dans le milieu extérieur, où elles seront perçues par d'autres individus de la même espèce ou d'espèces différentes. Nous pouvons donc penser que le «maquillage odorifugue» de la jeune reine lui permet de franchir les différentes barrières pour atteindre le cœur de la fourmilière hôte. Précisons que les fourmis du sous-genre **Serviformica** construisent des nids dont la partie épigée est souvent discrète (petit monticule de terre) et où la partie hypogée se résume à un réseau de galeries creusées dans la terre. L'effectif des populations avoisine 3000 individus, et la majorité sont monogynes.

De nombreuses embûches vont précéder ce stade de la fondation, qui n'est en fait que le point de départ de la nouvelle société. Lors du vol nuptial, de nombreux oiseaux insectivores vont se rassembler près des lieux d'essaimage et littéralement se gaver de sexués mâles et femelles.

ÉCOMONES

Substances chimiques qui modifient le comportement ou la physiologie des animaux

ALLOMONES

Substances chimiques qui modifient le comportement.
Leur action est *interspécifique*

- sécrétions odorantes des fleurs, etc.

43 Classification des écomones.

PHÉROMONES

Substances chimiques qui, émises par un individu et perçues par un autre de la même espèce, déclenchent une modification de leurs actions. Leur action est *intraspécifique*

- Phéromones incitatriques**
(phéromones produisant une modification immédiate du comportement)
- phéromones d'alarme
 - phéromones de piste
 - phéromones de reconnaissance
 - phéromones sexuelles

- Phéromones modificatrices**
(phéromones produisant d'importantes modifications dans la physiologie de l'individu qui les perçoit)
- phéromone de la reine d'abeille (*Apis mellifera*)
 - phéromone inhibitrice de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*)

Ceux qui auront réussi à échapper à ce massacre devront encore trouver un partenaire pour s'accoupler, ce qui n'est pas toujours facile. En effet, il existe un léger décalage entre la production des mâles et celle des femelles, les premiers étant plus précoces. Ils quittent souvent leur fourmilière quelques jours avant l'envol des femelles. D'autre part, une fois fécondée et désailée, la jeune reine est la proie de nombreux prédateurs terrestres, comme certaines espèces de Coléoptères ou encore comme d'autres fourmis, soit de la même espèce, soit d'espèces différentes. Leur seul avantage réside dans leur taille imposante et par conséquent leur rapidité de déplacement.

Les pistes chez les fourmis des bois et la récolte des proies

Dès la disparition de la neige, les premières ouvrières vont quitter la fourmilière et se mettre à récolter la nourriture indispensable à l'élevage du couvain. Une des particularités des fourmis des bois est l'utilisation de pistes, marquées dans le terrain, larges de quelques centimètres pour les espèces vivant en altitude ou de quelques dizaines de centimètres pour les espèces de plaines comme **F. polyctena** (44, 45). Depuis fort longtemps, on avait remarqué que, année après année, les ouvrières utilisaient les mêmes pistes. C'est à un chercheur finlandais (Rainer Rosengren) que revient le mérite d'avoir découvert que les fourmis des bois possédaient une *mémoire visuelle*, qui subsiste durant l'hiver et permet aux ouvrières, dès le



44 Fourmilière de *F. polyctena* en Pologne avec une piste marquée sur le sol. Le passage incessant des ouvrières ne permet pas à la végétation de repousser. Ces pistes, réutilisées d'année en année, finissent par être très visibles.



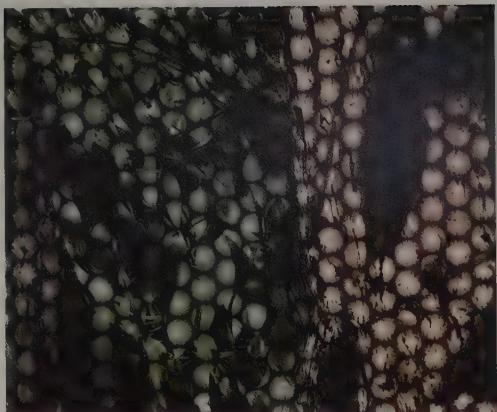
45 Détail d'une piste de *F. polyctena*. Le trafic peut dépasser parfois plusieurs centaines d'individus par minute!

printemps, de retrouver leurs anciennes pistes. A l'aide de nombreuses expériences, ce chercheur réussit à mettre en évidence ce qui suit.

Les ouvrières mémorisent l'aspect de leur milieu extérieur, comme la présence d'arbres et leur disposition (zones d'ombre et de lumière), les clairières, etc. (46). Ainsi une ouvrière sortant de la fourmilière saura immédiatement la direction à suivre. Tout va se compliquer si, par exemple, un abattage d'arbres a lieu au cours de l'hiver à proximité de la fourmilière, provoquant des changements importants dans l'ordonnance des zones d'ombre et de lumière que l'ouvrière aura mémorisée au cours de la saison précédente (47).

Ces pistes permettent aux ouvrières de gagner leur terrain de chasse et de revenir à la fourmilière avec leurs proies, cela dans le cas d'une société monocalique. Nous verrons par la suite que cela se complique singulièrement dans le cas d'une société habitant plusieurs nids (colonie polycalique).

46 Tentative de reconstitution de la vision d'une fourmi. On distingue à droite un tronc, et à gauche une zone de verdure. A chaque ommatidie correspond un point, ce qui nous donne donc une image en mosaïque. En ce qui concerne les couleurs, les insectes, d'une manière générale, ont un spectre déplacé dans l'ultraviolet et ne voient quasiment pas le rouge. Si la vision d'un tel paysage est de faible qualité, en revanche le mouvement d'une proie ou d'un prédateur est facilement discernable.



Mais il n'y a pas que la mémoire visuelle qui permette aux fourmis de se diriger, car comment pourrions-nous expliquer l'activité nocturne, ou diurne lorsque le brouillard se traîne au ras du sol? A ce système vient donc s'ajouter un deuxième système faisant appel à une **phéromone de piste**. En effet, les ouvrières sont capables de déposer sur le sol des substances provenant de l'ampoule rectale et que les autres ouvrières reconnaissent. Ce système permet donc de marquer chimiquement le terrain et d'attirer des ouvrières vers des sources de nourriture abondante.

En résumé, les ouvrières disposent donc de deux systèmes pour se diriger sur les pistes, l'un faisant appel à la mémoire visuelle, l'autre à la mémoire olfactive. Le premier étant utilisé pour se déterminer sur une direction à prendre, le deuxième pour marquer le cheminement à suivre.

Habituellement, une fois sur les terrains de chasse, les fourrageuses chassent individuellement. On a pu remarquer que les fourmis des bois capturent presque essentiellement des proies mobiles; c'est donc la *vue du mouvement* qui conditionne leur comportement prédateur (46). La



47 Modification subite de l'environnement d'une fourmilière suite à l'abattage d'un arbre par les forestiers qui, de plus, a écrasé une partie de la fourmilière au cours de sa chute. Dans ce cas, la perturbation est très importante.

technique de chasse, au demeurant relativement simple, peut se résumer par les trois phases suivantes:

- détection de la proie par ses mouvements ou déplacements;
- réaction d'agressivité se manifestant par l'ouverture des mandibules, les antennes dirigées vers l'avant, c'est-à-dire en direction de la proie (6);
- attaque proprement dite consistant en la saisie de la proie par les mandibules et parfois en l'utilisation d'acide formique pour l'immobiliser (12).

Ces mouvements, qui pour un observateur non spécialisé paraissent quelque peu désordonnés, vont aussi servir à recruter des congénères qui participeront plus ou moins heureusement à l'immobilisation complète de la proie et à son transport (48, 50). Des expériences ont été réalisées afin de connaître la force développée par une ouvrière qui transporte une proie. Une proie est attachée à une extrémité d'une fibre de verre, l'autre extrémité étant fixe, ce qui permet de mesurer la déviation. Une ouvrière développe $3,2 \times 10^{-6}$ CV! Cela lui permet facilement de tirer des proies pesant jusqu'à 60 fois son propre poids, qui est de l'ordre de 7 à 10 mg. Les résultats de cette expérience furent encore plus surprenants lorsque l'on tenta d'utiliser deux ouvrières. En effet, dans 30% des cas, la deuxième fourmi ne fournit aucune aide. Le seul point positif étant qu'elle soulève la proie, ce qui diminue les frottements. Il n'est pas rare dans la nature de rencontrer plusieurs fourmis s'acharnant à tirer une proie dans des directions opposées avec une «efficacité» qui remet en question la fameuse entraide chez les fourmis. Toutefois, le résultat final est dans la majorité des cas positif, puisque la proie finit sa course dans la fourmilière, où elle sera débitée en petits morceaux et consommée.



48 Attaque massive et capture d'une Chenille de noctuelle (*Acronycta psi*) par des ouvrières de *F. rufa*. On remarque la posture caractéristique de la fourmi de droite projetant de l'acide formique pour immobiliser la proie.

49 Lorsque la proie est tuée ou au moins immobilisée, elle est transportée jusqu'à la fourmilière. Ici, transport d'un Coléoptère Cérambycide.





50 Capture et transport d'une espèce de moustique (Diptère).

Le régime alimentaire des fourmis des bois

Il est temps d'aborder maintenant le régime alimentaire des fourmis des bois. Nous avons vu dans ce qui précède que les fourmis des bois sont prédatrices. En fait, elles sont omnivores et leur régime alimentaire consistera en protéines et lipides, indispensables à la croissance des larves, et en hydrates de carbone, source énergétique de première importance pour les ouvrières adultes. Les protéines et lipides proviennent essentiellement de proies animales et dans une moindre mesure de graines, les hydrates de carbone étant procurés par le miellat de pucerons (voir plus loin). Les proportions varient quelque peu d'une espèce à l'autre et dépendent aussi en partie des milieux colonisés par les fourmis.

F. rufa (Allemagne)
proies animales (insectes) 33%
miellat de pucerons 62%
sève des arbres 4,5%
champignons et spores 0,3%
graines 0,2%

F. polycetena (France)
proies animales
miellat de pucerons
sève des végétaux
graines
divers

F. lugubris (Suisse)
proies animales
miellat de pucerons
graines et divers

Les proies des fourmis

Les fourmis des bois sont polyphages et vont récolter tout ce qu'elles rencontrent sur leur territoire de chasse. Ces proies sont presque



51 Fourmilière de *F. lugubris* entourée d'une enceinte métallique forçant les fourrageuses à utiliser les passerelles en bois et permettant l'utilisation du capteur de Chauvin pour récolter les proies ramenées par les ouvrières dans la fourmilière.

52 Capteur de Chauvin. Ce capteur est placé à l'intérieur de l'enceinte et l'on fait arriver la passerelle dans l'entonnoir du capteur. Les fourrageuses revenant avec une proie entre les mandibules se laissent tomber dans la boîte munie de trous dont le diamètre est légèrement supérieur à celui d'une fourmi. Dans cette boîte règne une certaine obscurité: les fourrageuses, croyant être arrivées à l'intérieur de la fourmilière, lâchent leur proie et ressortent. L'efficacité de ce piège a été évaluée à 85% environ.

essentiellement des invertébrés parmi lesquels les Arthropodes (Insectes, Araignées et Myriapodes) représentent plus de 80% (55). Vu leur méthode de chasse, elles vont récolter principalement les espèces les plus abondantes du moment. Ainsi lorsqu'une espèce augmente sur un territoire donné occupé par des fourmis des bois, comme c'est le cas lors de pullulations de ravageurs forestiers, l'impact des fourmis sur ces populations sera considérable. Quelques exemples vont nous permettre de démontrer l'efficacité des fourmis des bois dans la lutte contre certaines espèces de ravageurs forestiers (53, 54).

Lépidoptères

Noctuelle du pin (Panolis flammea)

Il s'agit d'un ravageur forestier répandu dans toute l'Europe et dont les invasions massives peuvent être très néfastes pour les forêts de conifères. Les chenilles qui rongent les aiguilles de pins peuvent entraîner la mort de l'arbre. Lors d'une invasion en Autriche en 1930, on a pu constater l'existence d'«îles vertes» autour des nids de fourmis des bois. Les mêmes observations ont été faites en Allemagne, et Wellenstein indique que plus de 50% des nymphes sont détruites par les fourmis dans un rayon de 30 m autour des fourmilières. En 1924, dans la région de Maloyaroslavets (province de Moscou), lors d'une invasion massive de cette espèce, les

fourmis des bois changèrent radicalement de régime. Une fourmilière consommait plus de 3500 chenilles par jour.

Tordeuse verte du chêne (*Tortrix viridana*)

Ce microlépidoptère apparaît fréquemment et périodiquement dans les chênaies. Les chenilles s'attaquent tout d'abord aux bourgeons à fleurs, puis aux jeunes feuilles. A la fin de leur existence larvaire, ces «tordeuses» entament les feuilles formées et se plaisent à les enruler de diverses façons, parfois en cornet, parfois en cigare. Ces feuilles, ainsi enroulées, servent de refuge aux chenilles à la fin de leur période de ravage et c'est là qu'elles vont se métamorphoser (53, 54).

Selon Gösswald et ses collaborateurs, en Allemagne, une fourmilière de **F. polycتنا** détruit plus de 8000 chenilles, 3600 nymphes et 3300 papillons adultes par jour! Pendant toute la période d'infestation, une forte population de fourmis des bois (400 nids) peut détruire jusqu'à 1 000 000 de chenilles sur une aire fortement infestée.

Un autre chercheur allemand étudia l'effet combiné des fourmis des bois (**F. rufa**) et des oiseaux insectivores dans la lutte contre ce microlépidoptère. Il choisit trois zones, la première avec des nids de fourmis des bois et des nids d'oiseaux, la deuxième avec des nids d'oiseaux, mais sans fourmis des bois, et la troisième sans nids d'oiseaux ni fourmilières. Il constata que dans la première zone 53% du feuillage des



53 Chênes attaqués par une invasion massive de la tordeuse du chêne. 54 Feuille de chêne enroulée par la chenille de la tordeuse du chêne, d'où son nom, et où elle effectuera sa mue nymphale.

chênes demeura intact, 32% dans la deuxième zone et seulement 14% dans la dernière zone.

Hyménoptères

Petite Tenthredine de l'épicéa (Pristiphora abietina)

Les larves de cette *mouche à scie* (les femelles possèdent un ovipositeur qui ressemble à une scie et leur permet de pratiquer des entailles dans les tissus végétaux pour y déposer leurs œufs) dévorent les aiguilles d'épicéas et provoquent des dégâts considérables. Une population de fourmis avec environ huit nids par hectare réduit le nombre de larves de plus de 70% par rapport à des régions sans fourmis. Plusieurs chercheurs et forestiers ont constaté que les fourmis des bois se spécialisent dans la chasse à cette tenthredine une à deux semaines après l'apparition massive de cette espèce. A partir de ce moment, 90% de leurs proies consistent en larves et en adultes. Une fourmilière forte de 200 000 ouvrières peut collecter entre 1000 et 10 000 larves par jour. Ces chiffres peuvent même décupler si la fourmilière compte 500 000 ouvrières. Toutefois, dans ce cas précis, les fourmis récoltent presque uniquement les larves âgées qui se déplacent à la surface du sol avant de s'enfouir pour se nymphoser; dès lors, l'impact des fourmis ne se fera sentir qu'à la génération suivante de tenthredines.

De nombreux autres exemples concernant différentes espèces de ravageurs forestiers démontrent l'efficacité des fourmis des bois. Toutefois, il est certains ravageurs qui, par leur biologie particulière, échappent à la prédatation des fourmis des bois, comme le «**bostryche**» (*Ips typographus*, Coléoptère de la famille des Scolytidae). Cette espèce ravageuse de l'épicéa effectue une grande partie de son cycle sous l'écorce et n'en sort que pour découvrir de nouvelles sources de nourriture. Il en va de même pour la **tordeuse grise du mélèze** (*Zeiraphera diniana*). Les jeunes chenilles pénètrent dans un bourgeon par son extrémité, puis dévorent les aiguilles. Ce sont des consommatrices très gaspilleuses et les parties non dévorées des aiguilles rassemblées par des toiles auxquelles adhèrent leurs excréments se dessèchent et confèrent aux arbres attaqués cet aspect brunâtre caractéristique des forêts de mélèzes des hautes vallées alpines. Dans ce cas, les fourmis n'ont presque aucun impact, les chenilles vivant partiellement cachées et protégées par leur nid de toiles.

Pour en terminer avec les ravageurs, Wellenstein, analysant 210 publications traitant d'insectes nuisibles, constate que dans 93 cas l'on mentionne le rôle protecteur des fourmis des bois. Elles apparaissent surtout efficaces contre les chenilles de Lépidoptères, un peu moins contre les Hyménoptères et presque sans effet contre les Coléoptères, mis à part quelques cas particuliers.

Mais toutes les forêts ne sont pas envahies de ravageurs; dans ce cas le «menu» des fourmis des bois se présente de la manière suivante (55, 56).

On remarque d'emblée que certains ordres d'insectes forment la majeure partie de ce menu, comme les Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères et Hémiptères. Les différences que l'on peut relever soit entre espèces, soit entre les différents biotopes reflètent la richesse relative de ces milieux.



55 Proies, matériel de construction et graines récoltés à l'aide du capteur de Chauvin en une heure sur une piste d'une fourmilière de *F. lugubris* du Jura suisse.

<i>F. polycetena</i> (forêt de chênes, Allemagne)	
Lépidoptères	43,6%
Hémiptères	14,7%
Psocoptères	14,0%
Diptères	13,1%
Hyménoptères	4,0%
Coléoptères	2,0%
Divers	3,7%
Indéterminés	4,9%

<i>F. polycetena</i> (forêt de feuillus, France)	
Lépidoptères	4,9%
Hémiptères	13,3%
Diptères	36,7%
Hyménoptères	24,0%
Coléoptères	7,6%
Divers	13,5%

<i>F. polycetena</i> (forêt mixte de conifères et de feuillus, Finlande)	
Lépidoptères	9,1%
Hémiptères	14,7%
Diptères	20,8%
Hyménoptères	19,2%
Coléoptères	6,6%
Divers	19,5%
Indéterminés	10,1%

<i>F. lugubris</i> (forêt d'épicéas, Suisse)	
Lépidoptères	4,4%
Hémiptères	38,2%
Psocoptères	4,1%
Diptères	15,2%
Hyménoptères	10,5%
Coléoptères	4,7%
Divers	14,8%
Indéterminés	8,1%

<i>F. pratensis</i> (prairie-forêt de conifères, Hongrie)	
Lépidoptères	27,0%
Hémiptères	20,7%
Diptères	7,6%
Hyménoptères	17,2%
Coléoptères	13,4%
Divers	14,1%

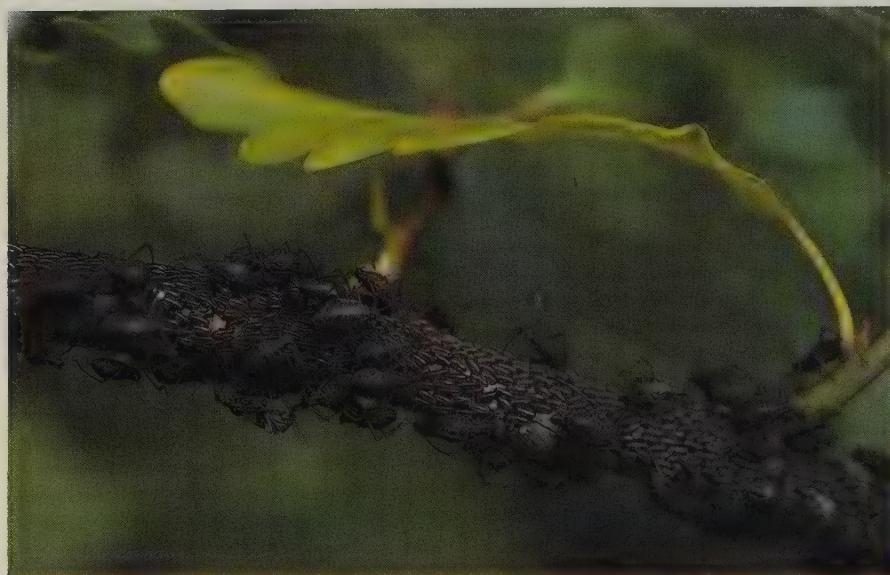
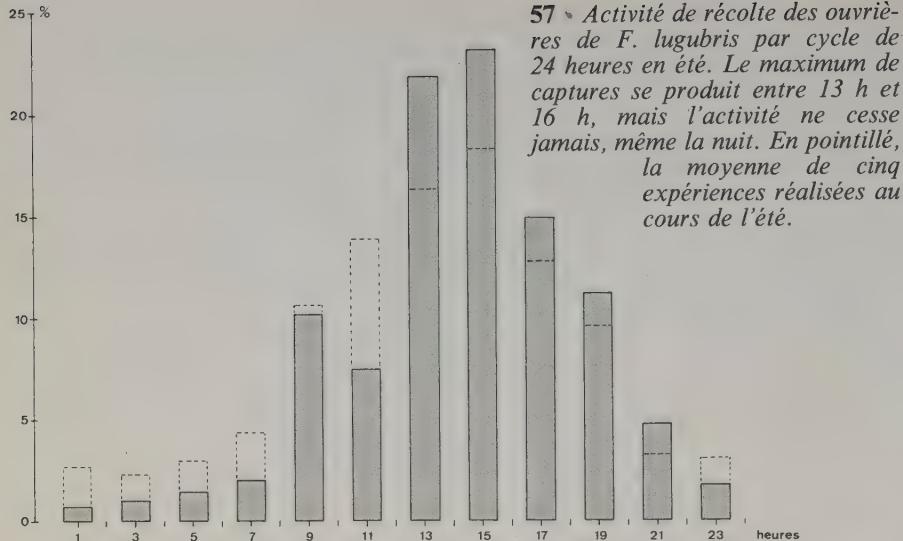
<i>F. aquilonia</i> (forêt de conifères, Sibérie - Union soviétique)	
Lépidoptères	19,1%
Hémiptères	12,9%
Diptères	19,9%
Hyménoptères	22,7%
Coléoptères	6,0%
Divers	19,4%

56 Proies récoltées par les différentes espèces de fourmis des bois dans différents milieux en Europe.

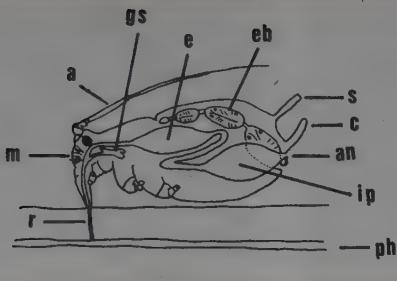
Les fourmis des bois ont un rythme journalier d'activité qui dépend en grande partie des facteurs météorologiques. Dans les forêts de plaine, l'activité de récolte des proies est maximale à midi et minimale à minuit, pour les fourmis des bois vivant en altitude, nous observons un décalage d'une à deux heures, le maximum se situant aux alentours de 14 heures (57). Cependant, il faut souligner ici un point important: qu'elles habitent en plaine ou en altitude, 85% des proies sont récoltées par les fourmis entre 7 heures et 19 heures.

En ce qui concerne le nombre de proies récoltées par jour, les chiffres diffèrent d'une espèce à l'autre et dépendent principalement du nombre de fourrageuses. Une fourmilière de *F. lugubris* comptant 150 000 individus, dont environ 20% de fourrageuses, récolte quelque 3500 proies en 24 heures en plein été. Au cours de la saison d'activité, qui dans le cas étudié s'élève à 165 jours, ce ne sont pas moins de 393 500 proies qui seront rapportées à la fourmilière. Chez *F. polycetena*, dont certaines fourmilières peuvent compter plus d'un million d'ouvrières, Horstmann, dans une étude similaire, obtient 6 100 000 proies récoltées en une saison d'activité.

Mais les fourmis ne récoltent pas que des proies, elles transportent dans leur estomac social le miellat de pucerons, problème sur lequel il convient de s'arrêter.



58 Colonie de pucerons (*Lachnus roboris*) sur un rameau de chêne. L'une des particularités des pucerons est la reproduction par parthénogénèse. En effet, les fondatrices (c'est-à-dire les premières femelles de la saison qui ont passé l'hiver sous forme d'œufs) mettent au monde au printemps des individus femelles sans la participation des mâles. Cela explique que, dans certains cas, les populations de pucerons peuvent atteindre en quelques générations (habituellement 3-5 au cours de l'année) quelques millions d'individus.



59 *Anatomie d'un puceron.*
 a antenne; an anus;
 c cauda; e estomac;
 eb embryon; gs glandes salivaires; ip intestin postérieur; m musculature; ph tube du phloème (à l'intérieur duquel circule la sève); r rostre; s siphon (d'après Dixon).

Le miellat: producteurs et récolte

La plante vivante constitue le substrat de la miellée. Dans certains cas, elle donnera sa sève sucrée sous forme de nectar, à l'aide de glandes spéciales, les nectaires. Cependant, les fourmis ne sont pas capables de prélever le miellat à l'intérieur des conduits végétaux; tout au plus peuvent-elles récolter la sève s'échappant de blessures des arbres. A l'exception du cerisier, les feuillus et conifères ne possèdent aucun organe excréteur. Le miellat est excrétré par l'intermédiaire de certains insectes appartenant à l'ordre des Homoptères: les pucerons, les cochenilles et les psylles (58). Ces insectes possèdent un appareil buccal très particulier, puisqu'il est du type **piqueur-suceur**. Ce véritable rostre formé de stylets constitue deux conduits fermés, l'un permettant à l'insecte d'excéter sa salive qui agira comme lubrifiant, le deuxième lui permettant d'aspirer la sève (59). Tous les insectes se nourrissant de sève sont forcés d'en consommer de grandes quantités pour en tirer les éléments appropriés nécessaires à leur développement. En effet, les produits azotés, qui se trouvent en faible quantité dans la sève, sont de première importance pour ces insectes. Ils doivent donc se débarrasser du surplus de matière sucrée. Pour cela, ils disposent d'un appareil spécial appelé chambre filtrante, placé avant l'estomac et qui permet l'excration directe de ce qui n'est pas assimilé. La fraction riche en matières azotées (il s'agit principalement d'acides aminés) passe au travers de l'intestin et sera transformée et assimilée. Ce qui est rejeté par le puceron, appelé **miellat**, est une substance liquide très riche en sucre (60).

La relation entre fourmis et pucerons est appelée **trophobiose**. Grâce à leur estomac social, les fourmis sont capables de recueillir le miellat, puis de le transporter à la fourmilière où il sera redistribué aux ouvrières du service intérieur (61).

Selon un chercheur allemand, les fourmis verraient dans le comportement des pucerons le schéma d'offre de nourriture que présenterait n'importe quelle autre fourmi. Toujours selon cet auteur, l'arrière-train d'un puceron ressemblerait à une tête de fourmi, si bien que la fourmi solliciterait le puceron comme elle ferait face à une congénère.



60 Puceron de l'épicéa en train d'émettre une goutte de miellat.

61 Colonne de pucerons et ouvrière de *F. polyctena* attendant le miellat. Les gros individus foncés sont les femelles, les petits individus plus clair étant les larves.



Nous serions donc en présence d'une méprise fort astucieuse (62). Bien que séduisante, cette théorie ne s'appliquerait qu'à quelques espèces de pucerons et encore, nous ne connaissons pas l'avis des fourmis!

Revenons à l'émission du miellat. Elle s'effectue soit par pulvérisation à l'extérieur, suite à une vigoureuse contraction de la musculature de l'intestin postérieur, soit sans pulvérisation, la goutte de miellat séjournant sur la zone anale où elle reste fixée à cause de sa viscosité. Cette goutte grossira et sera recueillie par les fourmis (60).

La production de miellat varie d'une espèce à l'autre, une femelle adulte de la Lachnide verte du sapin (*Buchneria pectinatae*) produit en moyenne 5 mg de miellat par 24 heures, ce qui correspond à son propre poids. Nous avons effectué plusieurs expériences afin de déterminer la quantité de miellat transportée par les fourmis. Une ouvrière de *F. lugubris* «vide», c'est-à-dire grimpant le long d'un arbre pour gagner une colonie de pucerons, pèse environ 5,7 mg. Lors de son retour au nid, son poids variera de 8 à 13 mg, ce qui signifie qu'une ouvrière transporte de 3 à 8 mg de miellat par voyage. Des comptages réguliers nous ont permis d'estimer



62 Schéma d'un arrière-train de puceron (A) et d'une tête de fourmi des bois (B).
 a antenne;
 b mandibules; c cauda;
 la labium (ou lèvre inférieure); p patte postérieure; s siphon (d'après Kloft).

la quantité journalière de miellat récoltée par les fourrageuses d'une fourmilière: 150 g, ce qui représente plus de 20 kg par saison d'activité!

Les fourmis des bois entretiennent des relations trophobiotiques avec 55 espèces de pucerons et 2 espèces de cochenilles, chaque espèce d'arbre pouvant abriter plusieurs espèces de pucerons exploités par les fourmis.

Les populations de pucerons situées près des nids de fourmis des bois et exploitées deviennent très importantes, car elles bénéficient de la protection des fourmis contre leurs prédateurs, parmi lesquels nous trouvons les larves de Syrphides, les larves et adultes de Coccinelles (63). Certains auteurs rapportent qu'une jeune Coccinelle dévore, au cours des quelques mois de sa vie larvaire, 1000 à 2000 pucerons, alors qu'un adulte en consomme une soixantaine par jour



63 Coccinelle adulte sur un rameau d'épica, à la recherche d'une colonie de pucerons. Habituellement les pucerons se déplacent peu, mais ils n'aiment pas le soleil et se déplacent autour des rameaux au cours de la journée.

On peut se demander dans quelle mesure ces espèces productrices de miellat ne sont pas à considérer finalement comme des ravageurs, puisqu'elles enlèvent aux arbres une partie de leurs ressources. Selon Chauvin, les pucerons fréquentés par les fourmis rousses ne sont pas nuisibles, car ce sont des pucerons du phloème, c'est-à-dire qu'ils prélèvent la sève dans les tubes criblés du végétal et n'injectent pas ou presque pas de salive毒ique dans les tissus. Néanmoins, cette énergie retirée à l'arbre risque d'influencer sa croissance annuelle, mais elle assurera en contrepartie sa protection par les fourmis contre d'éventuels ravageurs. Il y a donc transfert d'énergie dans le système, et nouvelle redistribution.

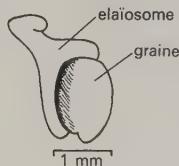
Un dernier point mérite d'être souligné et concerne la récolte du miellat par les abeilles, qui est nettement plus importante dans les zones où se trouvent des fourmilières de fourmis des bois. Il faut chercher la raison

d'un tel phénomène dans les sollicitations constantes des pucerons par les fourmis (61) qui les poussent à produire plus de miellat que ne peuvent finalement consommer les fourmis. Ce miellat supplémentaire tombe sur le feuillage avoisinant où il est facilement récolté par les abeilles.

Les rapports fourmis, plantes et sol

Nous avons vu précédemment que les fourmis récoltaient des graines. Ces dernières sont transportées en grande partie à des fins alimentaires et parfois utilisées pour la construction de la fourmilière. Massart signale qu'il a rencontré en Suisse, vers 2200 m d'altitude, un nid formant un dôme de 50 à 60 cm de diamètre, composé d'aiguilles et surtout de fruits de genévrier (*Juniperus communis*).

Il semble que le choix exercé par les fourmis lors de la récolte de graines soit commandé par la nature des substances nutritives qui s'y trouvent, les réserves huileuses étant les plus recherchées. Ces réserves sont généralement localisées dans une partie bien précise de la graine ou du fruit que l'on désigne sous le terme général d'**élaïosome** (64). L'élaïosome, attractif pour les fourmis, est le plus souvent consommé seul, *ce qui n'affecte pas la possibilité de germination des graines*. Il comprend des lipides, des protéines, des hydrates de carbone et parfois des vitamines (B₁ et C).



64 *Elaïosome d'une graine de luzule (Graminées).*

Sernander, pour sa part, a compté les graines transportées par *F. rufa* pendant une journée. Sur les 366 graines dénombrées, 299 — soit 80% — étaient pourvues d'élaïosome. Elles provenaient des genres et espèces suivantes: *Melica* (156), *Melampyrum* (69), *Luzula pilosa* (21), *Hepatica triloba* (28) et *Carex digitata* (25).

Chez *F. lugubris*, dans le Jura suisse, au mois de septembre, les ouvrières peuvent récolter plus de 250 graines en une heure (55). La récolte des graines débute à la fin du mois de juillet et se poursuit jusqu'à la fin de la saison d'activité. Parmi les 12 espèces qui sont rapportées à la fourmilière dominent celles de *Thesium alpinum*, *Melampyrum sylvaticum* et *Centaurea montana*. En une seule saison d'activité, les fourmis transportent plus de 50 000 graines qui, après avoir été débarrassées de leur élaïosome, seront rejetées à l'extérieur de la fourmilière et pourront germer (65). Ainsi, sans le savoir, les fourmis participent dans une large mesure à la dispersion des espèces végétales. Dans les forêts de hêtres, ce sont plus de 45 espèces de graines qui peuvent être récoltées et dispersées par les fourmis et 80 espèces dans les forêts de chênes. Ce transport, et surtout l'abandon des graines ainsi que leur rejet du nid après consommation partielle, peut avoir une grande importance dans les



65 Fourmilière de *F. lugubris* entourée de Silènes enflés (*Silene Cucuballus*) qui proviennent des graines rejetées ou abandonnées par les fourmis autour de la fourmilière après avoir consommé l'élaïosome.

66 Cimetière de fourmis des bois. Les fourmis déposent dans des endroits privilégiés, parfois éloignés de plusieurs dizaines de mètres de la fourmilière, les cadavres de leurs congénères, les cocons vides, les déchets d'insectes non consommés et non consommables. Ce comportement nécrophorétique est lié aux odeurs. Un individu mort dégage une certaine odeur produite par l'oxydation des acides gras et des graisses de son corps, ce qui provoque son transport au «cimetière».

régions où le sol est soumis à une érosion active, et dont le sous-bois est pauvre en espèces végétales.

L'impact des fourmis sur le sol est plus discret, mais par leurs travaux constants, les fourmis des bois modifient la perméabilité des sols et les enrichissent en substances organiques (66).

Régulation thermique des fourmilières et vitesse de déplacement des ouvrières

De nombreux travaux ont été réalisés sur les températures régnant à l'intérieur des fourmilières de fourmis des bois, et depuis fort longtemps les chercheurs ont été frappés de constater que la température de ces fourmilières était élevée (22 à 30°C), et surtout maintenue constante pendant la saison d'activité. Même lors de journées pluvieuses, où la température de l'air peut tomber en dessous de 10°C, l'intérieur des fourmilières conserve une température élevée.

Pour les fourmilières exposées en plein soleil, la température à la surface du dôme peut atteindre et même dépasser 65°C au cours de la journée, mais les zones internes de la fourmilière comprises entre -10 et -50 cm depuis le sommet ne varient pas. Les fourmis sont donc capables de maintenir une température constante dans la fourmilière, quelles que soient les conditions régnant à l'extérieur. Il est évident que la taille et la forme des nids jouent un rôle non négligeable pour capter la chaleur par des journées ensoleillées, mais comment les fourmis sont-elles capables de

maintenir ces températures, évitant l'échauffement et surtout le refroidissement nocturne?

Lorsque l'on détruit tous les individus d'une fourmilière sans détruire le nid, on s'aperçoit rapidement que la température à l'intérieur du nid suit les variations que l'on peut enregistrer dans le sol à profondeur identique. Dès lors, ce sont les fourmis elles-mêmes qui sont responsables, grâce à leur métabolisme, de cette production de chaleur. En effet, la dégradation enzymatique du miellat, qui se déroule dans le système digestif des ouvrières, est une réaction exothermique, c'est-à-dire qui libère de l'énergie sous forme de calories, et ce sont ces calories qui permettent d'établir cette température dans la fourmilière. Mais l'apport du soleil reste fondamental pour permettre, dans un premier temps, d'élever la température. Celle-ci est ensuite maintenue par le jeu d'ouverture et de fermeture, par les ouvrières, des sorties du nid (67), soit sur la face ensoleillée en début de matinée, soit sur la face ombragée, à partir du milieu de la journée, afin d'évacuer le «surplus» de chaleur provoqué par l'insolation du nid. De nuit, les ouvertures sont fermées pour éviter les déperditions. On peut se demander quels avantages les fourmis vont retirer de cette température élevée régnant à l'intérieur de la fourmilière. Le premier avantage, primordial, est d'assurer un développement optimal et rapide du couvain. Normalement, dans ces conditions, la durée de développement d'une ouvrière, de l'œuf jusqu'au stade adulte, durera environ un mois, alors que dans un milieu où la température suivrait les variations journalières, il faudrait compter deux mois et plus. Le deuxième avantage est de maintenir une activité constante des ouvrières et des reines à l'intérieur du nid, ce qui permet un travail continu et une production d'œufs ininterrompue pendant l'été.

Toujours à propos de température, mais cette fois-ci à l'extérieur de la fourmilière, nous avons vu que les fourmis sont dépendantes, pour leurs activités, de celle de l'air. Nous nous sommes amusés, ainsi que d'autres chercheurs, à mesurer les vitesses de déplacements des fourmis. Lorsque la température de l'air avoisine 5°C, les ouvrières de *F. lugubris* ont une vitesse moyenne de 5 mm/s; à 10°C environ 15 mm/s et à 20°C 35 mm/s, ce qui correspond à 0,126 km/h. Vu la taille de ces insectes, qui ne dépasse guère le centimètre pour les plus grandes ouvrières, cette vitesse est remarquable (compte tenu des tailles, nous devrions nous déplacer constamment à la vitesse de 18,9 km/h!). La comparaison avec d'autres espèces de fourmis des bois montre que *F. lugubris* est la fourmi des bois la plus rapide, et l'on peut voir ici l'une des adaptations de cette espèce aux climats froids et rigoureux où nous la rencontrons, puisque c'est une espèce d'altitude. Il y a un avantage très net à pouvoir se déplacer à basses températures pour assurer la récolte de nourriture et se livrer aux activités extérieures même par temps frais.

Les maladies des fourmis des bois

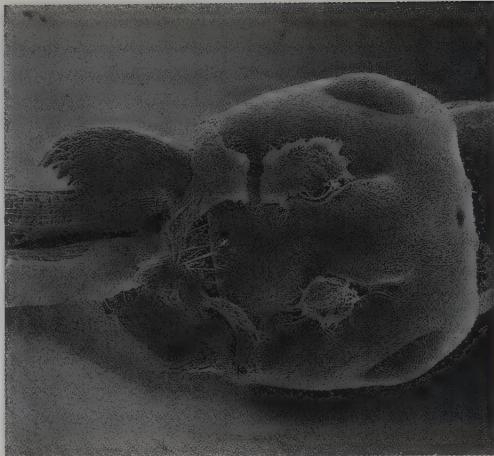
Différents champignons peuvent s'attaquer aux fourmis des bois et provoquer ce que l'on appelle des mycoses. Commençons par des



67 Fourmilière de *F. polyctena* en début de matinée. Le soleil n'a pas encore atteint toute la fourmilière, mais l'air ambiant s'est déjà réchauffé, ce qui explique que l'on peut voir toutes les sorties ouvertes pour permettre l'échange de chaleur.

champignons imparfaits (*Fungi imperfecti*), appartenant aux *Blastomycétales* et dont une espèce (*Alternaria tenuis*) affecte les ouvrières de **F. rufa**. L'épidémie se manifeste habituellement à la fin de l'été et au début de l'automne. Elle a été signalée pendant quelques années en Sibérie occidentale vers 1960. Le fait le plus marquant est le changement de comportement des ouvrières parasitées. Ces dernières quittent la fourmilière chaque soir pour grimper le long des tiges de la végétation environnante. Puis elles s'accrochent solidement aux brins d'herbe par leurs mandibules et leurs pattes. Un exsudat visqueux apparaît alors au niveau des articulations du thorax et fixe l'insecte fortement au substrat; il mourra ainsi attaché. Le lendemain, le mycélium germe à travers le corps des fourmis et 24 heures plus tard, on voit apparaître les spores matures: les *conidies*. Dès le début de l'épidémie, les fourmis saines inspectent la végétation aux alentours du nid et enlèvent les fourmis mortes pour les emporter. Toutefois, les ouvrières ne touchent pas aux fourmis contagieuses, c'est-à-dire porteuses de conidies. Ces fourmis sont laissées en place sur leur brin d'herbe. En cas de refroidissement subit survenant au cours de l'épidémie, la maladie est enrayer, car le froid empêche les fourmis de sortir et tous les insectes parasités sont détruits dans le nid avant la germination des conidies.

Dans le cas des Entomophthoracées auxquelles appartient l'espèce *Entomophthora (Zoophthora) myrmecophaga*, la situation est à peu près



68 Fourmi parasitée par *Entomophthora myrmecophaga*.

69 Représentation schématique d'une ouvrière de fourmi rousse et détail d'une patte montrant les protubérances provoquées par le champignon parasite *Aegeritella superficialis*.



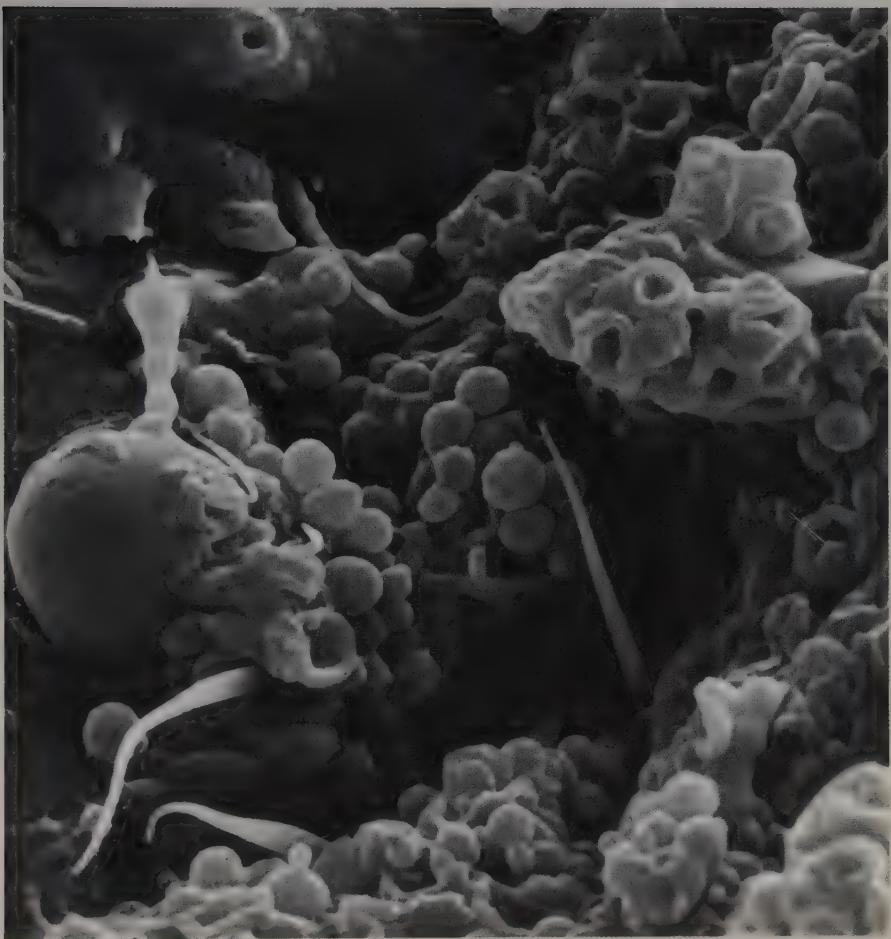
identique. Les fourmis parasitées grimpent aussi le long de la végétation pour s'accrocher avec leurs mandibules et leurs pattes, puis sont fixées définitivement au substrat par les rhizoïdes du champignon poussant à travers les sutures du thorax de la fourmi (68). Cette espèce de champignon a été découverte chez *F. rufa* et *F. polycetena* en Pologne, en 1977.

Nous ne possédons quasiment aucun chiffre sur l'étendue de ces épizooties découvertes en Russie et en Pologne chez les fourmis des bois, mais il est vraisemblable qu'elles ne déciment pas complètement les populations.

Un autre champignon a été découvert ces dernières années chez les fourmis des bois. Il s'agit d'*Aegeritella superficialis* (*Hyphomycetales, Blastoporae*). Ce champignon forme sur la cuticule des fourmis des petites protubérances, mais ne semble pas endommager ni pénétrer la cuticule (69, 70).

Lors d'un recensement des espèces de fourmis des bois entrepris récemment dans le parc national de Wielkopolska en Pologne, 15% des 514 nids recensés contenaient des ouvrières «infectées». Les données concernant le développement, la transmission des épizooties et leur influence sur les fourmis ne sont pas connues. Toutefois, il faut s'attendre à une réduction de l'activité et de la durée de vie des ouvrières.

Mais il n'y a pas que les champignons qui peuvent parasiter les fourmis des bois. Ces dernières peuvent servir d'hôte intermédiaire à un ver

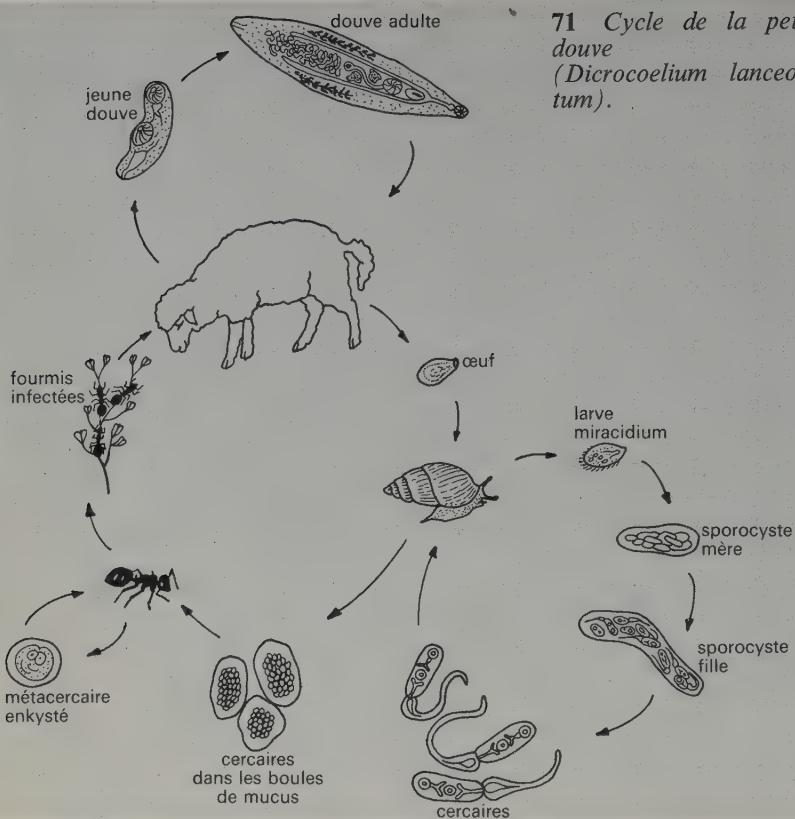


70 Détail du champignon *Aegeritella superficialis* à la surface de la cuticule d'une ouvrière. On remarquera les soies sensorielles prises dans le champignon.

Trématode dont l'hôte définitif est habituellement le mouton. Il s'agit de la petite douve du foie (*Dicrocoelium lanceolatum*).

Le cycle de ce ver parasite est assez compliqué puisqu'il compte deux hôtes intermédiaires dont les fourmis des bois dans certains cas (71). Les œufs du parasite sont émis avec les excréments du mouton parasité. Une fois à l'air libre, ces œufs sont dévorés par des Mollusques Gastéropodes terrestres des genres *Helicella* et *Zebrina* (72, 73). Ces œufs vont éclore dans le système digestif et donneront une larve appelée *miracidium*. Les larves migrent alors dans l'hépatopancréas et se transforment en *sporocytes*, qui se multiplieront et donneront des *cercaires*, lesquelles se déplacent dans les poumons et seront expulsées dans le milieu extérieur

71 Cycle de la petite douve
(*Dicrocoelium lanceolatum*).



par petites boules contenant 100 à 300 cercaires dans du mucus. C'est à ce moment qu'interviennent les fourmis des bois, qui récoltent ces cercaires et les ingèrent. Une fois dans le système digestif de la fourmi, les cercaires gagnent le jabot (estomac social); elles perdent leur queue et perforent la paroi du jabot. Ces perforations, au nombre de 100 à 300, sont rapidement obturées par une substance émise par la cercaire. A ce stade, la fourmi ne présente aucun trouble fonctionnel. Les cercaires vont alors s'entourer d'une enveloppe et deviendront des *métacercaires enkystées*. A une température de 26°C, les kystes sont mûrs entre le 36° et le 56° jour. Les ouvrières porteuses de kystes sont particulièrement nombreuses à la fin de l'été (août et septembre), dans les zones où se trouvent des troupeaux de moutons parasités.

Alors que les kystes demeurent dans l'abdomen, où ils sont étroitement mêlés à la musculature, l'un d'eux, qu'on a baptisé *ver cérébral*, vient se placer au niveau du ganglion sous-œsophagien. C'est à ce moment que le comportement de la fourmi change radicalement. Tandis que la grande majorité des fourmis saines regagnent la fourmilière le soir ou continuent



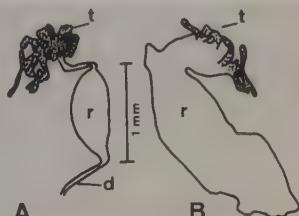
72 *Helicella ericetorum*, hôte intermédiaire de la petite douve (Mollusque Gastéropode terrestre).



73 *Zebrina detrita*, hôte intermédiaire de la petite douve (Mollusque Gastéropode terrestre).

leur trafic sur les pistes, les ouvrières parasitées grimpent sur des tiges herbacées et s'accrochent aux fleurs, aux feuilles ou aux tiges. Elles ne rejoindront leurs compagnes que le lendemain matin, lorsque la température se sera élevée à nouveau. Les moutons se contaminent en broutant ces herbes et en avalant en même temps les fourmis solidement maintenues par la contracture mandibulaire. Il a été établi que c'est bien le *ver cérébral* enkysté dans la région antérieure du ganglion sous-œsophagien qui est responsable de ce comportement. De plus les variations de température sont responsables du réflexe mandibulaire des fourmis: les ouvrières s'accrochent aux herbes lorsque la température s'abaisse au-dessous de 10°C et lâchent prise lorsque la température remonte. Il est intéressant de noter le parallèle qui existe entre ce comportement et celui de la fourmi parasitée par des champignons.

Parmi les autres maladies que l'on peut rencontrer chez les fourmis des bois, il en est une dont l'origine est selon toute vraisemblance virale. Il s'agit d'une hypertrophie des glandes labiales. Ces glandes, situées dans



74 Glande labiale d'une ouvrière (A) et d'une secrétergaté (B) de la même espèce et de la même taille.
t tubuli; r réservoir; d canal excréteur (d'après Rosengren, 1979).



75 Thorax d'une ouvrière normale de *F. lugubris* (microscope à balayage).



76 Thorax d'une secrétergat de *F. lugubris* où l'on remarque nettement la déformation du mésonotum (flèche).

le thorax, augmentent de volume pendant le stade nymphal alors que le tégument est encore mou et extensible. Le résultat est alors caractérisé par une déformation du mésonotum (74, 75, 76). On désigne ces individus sous le terme de *secrétergates*. Toutes les castes peuvent être atteintes et l'on rencontre principalement ces individus dans les sociétés polygynes et polycaliques. Certains auteurs vont même jusqu'à parler de la maladie des colonies polycaliques. Différents travaux ont permis d'apporter les précisions suivantes: en règle générale, les secrétergates sont de taille inférieure aux ouvrières normales, au moins dans la caste des ouvrières; ces individus restent préférentiellement à l'intérieur de la fourmilière et sont beaucoup moins actifs que les fourrageuses lorsqu'ils sortent. Dans deux cas étudiés en détail en Finlande et en Suisse, on a trouvé pas moins de 10% d'individus secrétergates dans des colonies polycaliques de *F. aquilonia* et *F. lugubris*.

Les myrmécophiles

Il serait faux de penser que les fourmilières de fourmis des bois n'abritent que des fourmis. De nombreux autres invertébrés passent tout ou partie de leur vie dans ce milieu, profitant non seulement des conditions thermiques avantageuses, mais allant parfois jusqu'à se nourrir aux dépens des fourmis. On désigne ces individus sous le terme de *myrmécophiles*.

Pour le genre **Formica sensu lato**, on a dénombré pas moins de 266 espèces de myrmécophiles dont 216 espèces d'insectes qui se répartissent principalement chez les Coléoptères (107), les Hyménoptè-

res (46), les Hémiptères (24) et les Diptères (23). Dans le genre **Formica sensu stricto**, c'est-à-dire les fourmis des bois et quelques espèces voisines, ce ne sont pas moins de 177 espèces de myrmécophiles qui ont été découvertes. Nous présenterons trois exemples appartenant à l'ordre des Coléoptères et permettant d'entrevoir les différentes possibilités qu'ont développées ces insectes vivant en contact étroit avec les fourmis.

Les larves de Cétoine dorée (Scarabées) passent une partie de leur vie larvaire à l'intérieur de la fourmilière, se nourrissant de matériel végétal en décomposition. Elles n'interfèrent quasiment pas avec les fourmis et profitent tout au plus d'une infime partie du matériel de construction de la fourmilière (77).

Pour **Clytra quadripunctata** (Chrysomèles), la situation est toute différente. Après l'accouplement (78), la femelle vole à proximité du nid de fourmis des bois dans lequel elle pénètre. Au début de ce petit manège, les ouvrières s'en emparent; comme elle peut «rentrer» tous ses appendices (pattes, antennes), les ouvrières n'ont aucune prise et la relâchent. Petit à petit elle va acquérir l'odeur de la fourmilière et sera finalement acceptée ou du moins tolérée par les ouvrières. Une fois à l'intérieur de la fourmilière, elle pourra pondre ses œufs. Afin de les protéger, elle leur confectionne une enveloppe faite avec ses excréments. Lorsque la larve éclôt, elle prend domicile dans cette sorte de coque où elle peut se réfugier lorsque les ouvrières tentent de la saisir. Son développement durera environ deux ans au cours desquels elle se nourrira d'insectes morts rapportés par les ouvrières, mais aussi d'œufs et de larves de fourmis. Au fur et à mesure de sa croissance, elle agrandira sa coque protectrice, rajoutant brindilles et matériel de construction qu'elle colle à l'aide de sa salive. Finalement la nymphose se déroulera à l'abri de sa coque, qu'elle fermera pour l'occasion. Précisons encore que sur les côtés, cette coque



77 Cétoine dorée adulte. Seules les larves sont en relation avec les fourmis, les adultes, vulgairement appelés «Hanneton des roses», fréquentent les fleurs de sureaux, les roses et les spirées, de mai à octobre.



78 Couple de *Clytra quadripunctata* en train de s'accoupler sur un rameau d'épicéa.

possède des aspérités permettant aux ouvrières de la transporter lors de déménagements de la société. Dans ce cas, le myrmécophile profite avantageusement de sa situation au détriment des fourmis.

Le dernier cas que nous présentons est celui de Coléoptères Staphylin des genres *Lomechusa* (5,5-6,5 mm) et *Atemeles* (3,5-5,0 mm). Ces Coléoptères possèdent sur les bords de l'abdomen des touffes de poils appelés *trichomes* qui diffusent une sécrétion aromatique dont raffolent les fourmis. On serait enclin à parler dans ce cas de «*drogue pour fourmis*». Ces espèces sont nourries par les fourmis, mais profitent aussi du couvain, qu'elles dévorent sans être inquiétées par les ouvrières. Dans certains cas, elles peuvent provoquer un affaiblissement important de la société.

Une des particularités des espèces du genre *Atemeles* est que les adultes vivent de l'automne jusqu'au printemps dans les nids de fourmis du genre **Myrmica** (fourmis rouges) qui possèdent un couvain hivernant, puis les femelles s'en vont pondre leurs œufs au printemps dans les nids de fourmis des bois.

L'automne

Fin de l'activité saisonnière

L'arrivée de l'automne va se marquer chez les fourmis par une diminution progressive de l'activité. Cette diminution est la conséquence de la disparition des proies disponibles. Ces dernières se préparent à l'hivernation ou disparaissent purement et simplement après avoir déposé leurs œufs dans différents milieux inaccessibles aux fourmis. De plus, les basses températures nocturnes ne permettent plus aux fourmis de chasser.

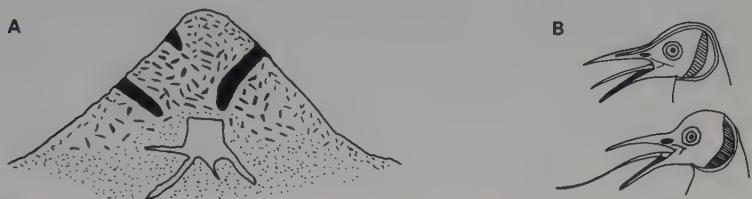
En ce qui concerne les populations de pucerons exploitées pour le miellat, la dernière génération formée habituellement d'individus sexués mâles et femelles sera responsable de la ponte d'œufs qui passeront l'hiver sur les aiguilles des conifères ou protégés sous l'écorce des feuillus. N'ayant plus à disposition leur principal facteur énergétique (le miellat), les ouvrières ne sortiront plus que lors de journées ensoleillées. Il n'est pas rare à cette époque d'assister à des rassemblements d'ouvrières à la surface du nid, comme lors du réchauffement printanier. La température à l'intérieur de la fourmilière se mettra à diminuer progressivement et les ouvrières gagneront petit à petit les zones profondes du nid où elles passeront l'hiver.

Les reines, qui ont déjà cessé de pondre à la fin de l'été, seront les premières à entrer en hivernation, suivies par les jeunes ouvrières nées au cours de la saison d'activité. C'est à ce moment que l'on remarquera l'action des prédateurs sur les fourmilières.

Les principaux prédateurs des fourmis des bois

Grâce à une analyse poussée d'un chercheur allemand, il a été démontré que 25 espèces d'oiseaux insectivores figurent parmi les principaux

prédateurs des fourmis des bois, les pics étant les plus importants. Ces derniers sont même considérés parfois comme des espèces nuisibles aux fourmis des bois!



79 a) Représentation des galeries creusées par les pics en hiver dans une fourmilière. Au centre, la souche servant à l'édification de la fourmilière. **b)** Langue du pivert. Grâce à un jeu de muscle, le pivert peut projeter sa langue à une dizaine de centimètres en dehors du bec. Puis, grâce à des soies garnissant l'extrémité de celle-ci, il ramène les proies (fourmis) à sa bouche.

Durant l'été, la majorité des oiseaux prédateurs chassent les fourmis sur les arbres, sur le sol, mais jamais sur les fourmilières, car les projections d'acide formique des ouvrières les font dégouliner rapidement. Dans quelques cas particuliers, les fourmis ont été capables de tuer leur prédateur (90).

En automne, profitant de la diminution de l'activité des ouvrières et par conséquent de leur agressivité, les pics n'hésitent pas alors à venir se nourrir directement sur la fourmilière. Ils parviennent à creuser des galeries pouvant atteindre un développement de plus de 60 cm à l'intérieur du nid (79). Lorsqu'on a analysé des excréments de pics (80), on a constaté que 53% sont constitués par des cadavres de fourmis. Certaines recherches indiquent que 5 à 15% de l'effectif total de la fourmilière est consommé



80 Cartes de visite du pic à la surface d'une fourmilière, facilement identifiables par la couleur et la forme.

81 Blaireau en train de chercher des larves de myrmécophiles dans les zones latérales d'une fourmilière de *F. polycytena* en automne.

par les pics au cours de l'automne et de l'hiver. La situation est toutefois différente dans les zones d'altitude, où la couverture de neige offre une certaine protection aux fourmilières, et dans les zones où la densité des fourmilières est élevée.

Le contrôle des 150 fourmilières de la super-colonie de *F. lugubris* du Jura suisse a montré que 90% des nids étaient endommagés avant l'arrivée de la neige, contre 2% seulement après les premières chutes importantes de neige.

Les nids fortement endommagés par les pics périssent rarement, mais les ouvrières se déplacent alors au cours de la saison d'activité suivante et construisent un nouveau nid.

A notre avis, l'impact des pics sur les fourmis des bois n'est pas aussi négatif que l'on veut parfois le laisser entendre. En effet, lorsque les fourmis devront gagner à nouveau la surface du nid au printemps, elles profiteront des galeries creusées par les pics et n'auront pas à se frayer un cheminement à travers les couches supérieures du nid fortement tassées par la neige durant l'hiver.

Les coqs de bruyère sont aussi des prédateurs de fourmis des bois et de nombreuses observations ont relevé la présence d'adultes se nourrissant de fourmis le long des pistes en été et sur les fourmilières en automne.

D'autres animaux causent des dommages visibles aux fourmilières pendant cette saison. Ce sont principalement les blaireaux et les renards. Ces deux mammifères ne recherchent pas les fourmis, mais les larves de Cétoines qui, nous l'avons vu précédemment, sont présentes dans les nids (81).



82 Transport d'une ouvrière. Chez les fourmis des bois, les ouvrières transportées adoptent une position particulière qui consiste à se rouler sur soi (ouvrière de gauche), la transporteeuse (à droite) saisissant alors sa congénère par les mandibules.



83 Fourmilière sous la neige en hiver (Jura suisse).

La «désalpe» chez les fourmis

Dans les colonies polycaliques, nous allons assister à une véritable «désalpe».

Les individus qui ont occupé les nids saisonniers pendant la saison d'activité vont les abandonner pour retourner aux fourmilières-mères et fourmilières-filles. Les nids saisonniers ainsi que les nids débutants ne permettent pas l'hivernation. On assiste à l'automne à un intense transport d'individus, les vieilles ouvrières portant les jeunes ouvrières, amenées dans ces nids en été à l'état de larves ou de nymphes (82).

Pour affronter l'hiver, il ne restera dans les nids que la ou les reines et les ouvrières, les larves et les nymphes seront dévorées. Il y a donc un certain cannibalisme, qui peut aussi se manifester en été si la nourriture vient à manquer.

Rappelons enfin qu'il n'y a pas d'accumulation de réserves pour l'hiver, les individus étant capables de supporter un jeûne de plusieurs mois.

L'hiver

Lorsque la neige fait son apparition, plus aucune activité ne sera décelable dans la fourmilière, la majeure partie de la société s'étant regroupée dans les zones profondes (83). Cependant une petite proportion d'ouvrières âgées resteront, on l'a vu, dans les zones supérieures. Elles seront responsables du réveil printanier et supportent facilement des températures pouvant descendre jusqu'à -10°C . Différentes mesures de

températures ont été faites dans les nids pendant l'hiver, lors de périodes froides. A une profondeur de 40 cm, lorsque la température de l'air est de -10°C , nous trouvons une température comprise entre 0 et $-2,5^{\circ}\text{C}$. Dans les zones profondes, situées au niveau du sol et en dessous, la température variera entre 1 et 2°C au cours de l'hiver.

A ces températures, les fourmis n'ont pas besoin de nourriture, d'autant plus qu'elles n'effectuent aucun travail. Leur métabolisme sera très bas. Par exemple, pour une température de l'ordre de 1°C , une ouvrière consommera environ 1 mm^3 d'oxygène par heure, alors que l'on obtient $1,4 \text{ mm}^3$ pour une reine placée dans les mêmes conditions. Ainsi les fourmis supporteront facilement une hibernation de plusieurs mois et ne reprendront leurs activités qu'avec le réveil printanier. Il est important de noter que de nombreuses ouvrières mourront dans la fourmilière pendant l'hiver et seront évacuées au printemps.

Organisation sociale et super-colonies

Les fourmis des bois peuvent présenter différents types d'organisation sociale, dépendant du nombre de reines dans la fourmilière ainsi que du nombre de fourmilières dans la colonie. Le type le plus simple, mais pas forcément le plus primitif, est représenté par la société monogynie (une seule et unique reine) et monocalique (une seule et unique fourmilière). Puis nous trouvons la société polygyne et monocalique et finalement polygyne et polycalique. Par exemple, *F. rufa* peut présenter ces trois types d'organisation, alors que *F. polycetena* ne pourrait avoir que des sociétés polygynes et monocaliques ou polygynes et polycaliques. Dans certains cas le nombre de nids formant une colonie polycalique est si élevé que nous parlons alors de **super-colonies**.

Au début de ce siècle, Wasmann a décrit une colonie de fourmis des bois (l'espèce n'est pas précisée) près de Derenbach, au Luxembourg, comprenant 50 nids. En 1935, Stammer découvre dans le Mecklembourg une colonie forte de 89 nids. Avec un réseau de 7,5 km de pistes, cette dernière couvrait 6 hectares. Par la suite, le Belge Raignier travaillera de nombreuses années sur une colonie de *F. polycetena* près de Godinne (Belgique) qui comptait, suivant les années, 50 à 100 fourmilières, 6 à 10 km de pistes et exploitait une trentaine d'hectares. Plus récemment, Marikovsky décrit une colonie de fourmis des bois de 111 nids, près de Tomsk (URSS), qui peut déjà être considérée comme une super-colonie.

La grande particularité des colonies et super-colonies est l'existence d'échanges entre les fourmilières appartenant à la même colonie. Ces échanges sont de plusieurs types: échanges de nourriture, échanges d'individus (reines, ouvrières, larves). Pour réaliser ces échanges, il existe des pistes que l'on désigne par le terme de pistes de liaison. De plus, on remarque l'existence d'une hiérarchie entre les différentes fourmilières du système. Cette hiérarchie se présente sous la forme suivante: fourmilières-mères, fourmilières-filles, fourmilières saisonnières et débustantes. Les fourmilières-mères sont de grande taille, plus de 1,20 m dans le Jura suisse, et possèdent en règle générale 5 à 8 pistes, dont plusieurs



84 *Vue aérienne de la super-colonie de *F. lugubris* dans le Jura suisse. L'une des méthodes imaginées par G. Gris, utilisée pour cartographier les nids, consiste à repérer chaque fourmilière à l'aide d'un ballon coloré (jaune: fourmilières-mères, orange: fourmilières-filles, blanc: fourmilières saisonnières ou débutantes). Après quoi, l'on prend une photographie aérienne. Sur cette photo, deux hectares seulement ont été ainsi « préparés ». La densité des fourmilières dépasse 20 nids par hectare.*

de liaison avec leur fourmilières-filles. Ces dernières, de taille plus modeste (80 à 120 cm de hauteur), ne possèdent que 3 à 5 pistes et sont en relation avec les fourmilières saisonnières ou débutantes. Ces fourmilières, dont la taille est souvent modeste, ne sont pas prévues pour l'hivernation des fourmis, mais elles jouent un rôle important en été, permettant de «désengorger» les fourmilières-mères et filles d'une partie de leurs occupantes (nymphes et jeunes ouvrières). Ces nids sont occupés au début de l'été et abandonnés lors de la «désalpe» décrite précédemment.

On peut se demander pourquoi ces échanges entre fourmilières subsistent au cours du temps, alors qu'habituellement, lorsqu'il se forme un nid débutant, il ne faut que quelques années pour assister à la

séparation totale, laquelle se manifeste par une forte agressivité entre les habitants des deux fourmilières, débouchant parfois sur des combats. L'une de nos hypothèses peut être formulée de la manière suivante: dans les milieux pauvres, la construction de fourmilières saisonnières, qui deviendront par la suite des fourmilières-filles, permet de conquérir un territoire chaque fois plus important, offrant des ressources alimentaires supplémentaires pour permettre à cette population de subsister. Comme toutes les sources de nourriture ne sont pas toujours disponibles en même temps, l'existence des pistes de liaison autorise le transfert de nourriture d'une fourmilière à une autre.

Mais revenons à la découverte des super-colonies de fourmis des bois. En 1969 nous avons découvert avec Georges Gris une super-colonie de *F. lugubris* de 161 nids répartis sur une douzaine d'hectares dans le Jura vaudois (région du col du Marchairuz, territoire suisse) et, quelques années plus tard, une véritable super-colonie de plus de 1200 fourmilières occupant une surface de 70 hectares (84) et reliées entre elles par plus de 100 km de pistes! Il s'agit actuellement du record absolu pour cette espèce, ce qui ne signifie pas pour autant qu'il s'agit là d'un phénomène unique. Toutefois le record mondial est détenu par *F. yessensis*, au Japon, avec une super-colonie forte de 45000 nids répartis sur 270 hectares. Cette super-colonie est située sur la côte d'Ishikari à proximité de la ville de Sapporo, sur l'île d'Hokkaido (85). Une estimation du nombre d'individus faite par les Japonais Ito et Higashi est de l'ordre de 300 millions d'ouvrières et de 1,1 million de reines, soit en moyenne 6600 individus par fourmilière. Dans le cas de la super-colonie de *F. lugubris* du Jura suisse, nous obtenons à peu près la moitié, soit 150 millions d'individus, avec une moyenne par fourmilière comprise entre 100000 et 150000 ouvrières et reines; la densité de fourmis à l'hectare étant un peu plus du double dans le cas du Jura avec 2140000 individus. *F. yessensis* colonise les dunes à proximité immédiate de la mer du Japon, alors que *F. lugubris* occupe une forêt d'épicéas d'altitude. On remarque cependant certaines similitudes entre ces deux super-colonies: les deux écosystèmes occupés sont considérés comme «pauvres», la durée de la période d'activité est limitée à 165 jours environ par année, le régime alimentaire présente certaines particularités qui semblent les distinguer des autres cas connus.

En ce qui concerne le régime alimentaire de *F. lugubris*, nous avons pu montrer que les ouvrières, afin de survivre, consommaient les pucerons avec lesquels elles entretiennent des rapports trophobiotiques; d'autre part, il n'y a pas de récolteuses de miellat et de chassereuses spécialisées, mais des fourrageuses capables lors d'un seul trajet de ramener à la fois une proie entre les mandibules et du miellat de pucerons dans leur estomac social. Il y a donc optimalisation dans la récolte de nourriture.

Dans le cas de *F. yessensis*, la situation est assez différente: les fourmis ne récoltent quasiment pas de proies (les dunes n'abritant que peu d'insectes), mais elles ont découvert un autre moyen de se procurer des protéines indispensables à leur survie. Les pucerons qu'elles exploitent sur les joncs (*Misanthus sinensis*) produisent un miellat très riche en acides aminés (unité de base des protéines) (86). De cette manière elles réussissent



85 Fourmilière de *F. yessensis* de la supercolonie d'Ishikari Shore au Japon. Cette espèce ne construit pas de véritable dôme, elle se contente d'amasser un peu de matériel végétal à la surface du sol, la partie principale du nid est souterraine et formée de galeries et de chambres creusées dans le sol sableux. **86** «Forêt» de *Miscanthus sinensis*, joncs sur lesquels vivent les pucerons exploités par *F. yessensis*, et producteurs d'un miellat riche en acides aminés.

à subsister dans ce milieu considéré comme pauvre en proies animales.

Précisons enfin qu'aucune autre espèce de fourmi n'est tolérée sur le territoire de l'une et l'autre de ces super-colonies.

Utilité et protection des fourmis des bois

Bien que ne représentant qu'un maillon dans l'écosystème forestier, par leur nombre et leurs activités, les fourmis rousses ou fourmis des bois jouent un rôle non négligeable et justifient l'intérêt qu'on leur porte dans toute l'Europe.

En résumé, elles réduisent dans des proportions importantes les ravageurs forestiers, participent à la dissémination de nombreuses espèces végétales, aèrent et brassent le sol à proximité immédiate de leur fourmilière, pour ne citer que les faits les plus marquants. Ces aspects, remarqués depuis fort longtemps, ont poussé certains pays à les protéger activement. La plus ancienne loi sur la protection de la nature mentionnant les fourmis des bois date du siècle passé en Allemagne. En 1958, l'OILB (Organisation internationale de lutte biologique) section ouest-paléarctique créait un groupe de travail chargé d'étudier tous les aspects de la biologie et de l'écologie des fourmis des bois. Différentes rencontres ont eu lieu et ont permis de faire le point de la situation. Il est assez rapidement apparu que depuis de nombreuses années les fourmis des bois régressaient un peu partout en Europe. Parmi les causes connues,

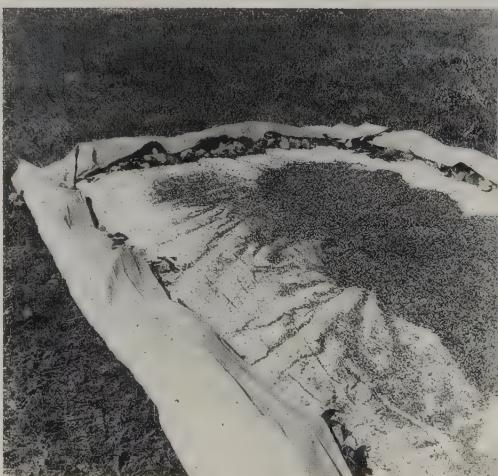
citons le prélèvement des cocons servant de nourriture de base pour les élevages de faisans ou de poissons exotiques. Cette technique barbare consiste à éventrer une fourmilière pour recueillir les nymphes dans leurs cocons (87, 88). Les travaux forestiers exécutés sans précaution particulière dans le voisinage des fourmilières (89), beaucoup plus fréquents qu'on ne pouvait le supposer, provoquent parfois des migrations importantes en fin de saison et condamnent sans rémission les sociétés. Les promeneurs qui négligemment plantent un bâton dans la fourmilière compromettent sans le savoir l'équilibre thermique du nid et favorisent la pénétration de l'eau de pluie. Enfin, les modifications profondes que subit notre environnement naturel depuis des décennies ne sont pas étrangères à la régression des fourmis des bois en Europe. Précisons que, dans une certaine mesure, les fourmis des bois sont des bio-indicateurs de la qualité de notre environnement.

En 1964, le Conseil de l'Europe encourageait les pays membres à protéger les fourmis des bois. C'est la raison pour laquelle on trouve des lois, comme par exemple en Suisse la loi fédérale sur la protection de la nature et du paysage de 1966, mentionnant le groupe des fourmis des bois comme espèces protégées. Toutefois cela n'enraya pas le recul toujours plus prononcé de ces espèces. Par exemple, dans un rayon de 50 km autour de Moscou, sur les 3000 fourmilières recensées dans les années soixante, plus de 99% étaient déjà partiellement ou complètement détruites.

Ainsi, dans la liste rouge des invertébrés établie en 1983 par l'IUCN (Union internationale pour la conservation de la nature), les fourmis des



87 « Spécialistes » de la récolte de cocons avec leur matériel avant la destruction d'une fourmilière de *F. polyctena* en Finlande. 88 Après la destruction du dôme, tout le matériel est épargillé sur une toile de couleur claire où les ouvrières vont, dans l'excitation, transporter tous les cocons dans les bords, à l'abri de la lumière, où ils seront récupérés.

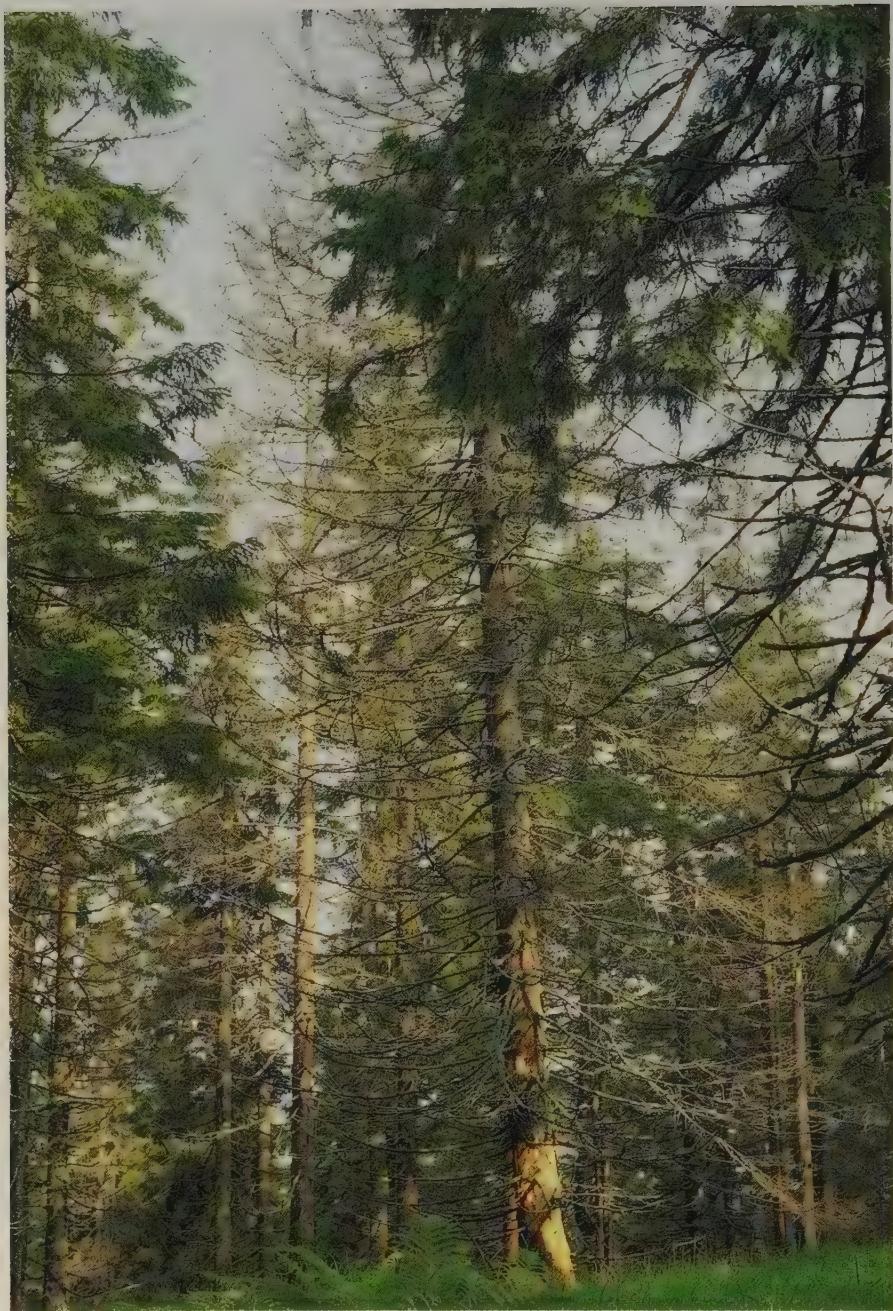




89 Dégâts forestiers. La fourmilière a été complètement éventrée lorsque les forestiers ont tiré les troncs à travers la forêt après l'abattage. Dans ces conditions, il est rare que la fourmilière puisse survivre.



90 Nid protégé en Allemagne selon le système U10 mis au point par le professeur Gösswald de Würzburg et qui consiste en la construction d'une tente recouverte d'un filet empêchant le passage des prédateurs comme les pics. Malheureusement, si quelques mailles du filet sont déchirées, les pics peuvent entrer, mais, ne retrouvant pas la sortie, ils sont attaqués par les ouvrières et peuvent ainsi périr.



91 Attaques de *Cephalcia falleni* (Hyménoptère) dans le Parc national de Gorce, en Pologne. En une saison, les conifères perdent leurs aiguilles et sèchent sur pied.



92 *Transplantation d'une partie d'une fourmilière de F. polyclytina en Pologne, pour lutter contre Cephalcia falleni. La technique consiste à prélever un certain nombre de reines, des ouvrières et du couvain, ainsi que du matériel de construction. Il est évident que l'on ne peut utiliser que des espèces polygynes et des nids de très grande taille (Dr W. Czechowski et professeur B. Pisarski, de l'Académie des sciences polonaises de Varsovie).*

93 *Création d'une nouvelle fourmilière dans la zone infestée. Le matériel prélevé est versé sur une souche abandonnée, les ouvrières reconstruisant assez rapidement un nid. Pour stimuler les ouvrières à la construction, la présence de cocons est indispensable. On a introduit au préalable dans la fourmilière-mère des cadres à abeilles vides que les ouvrières du service intérieur vont utiliser pour ranger les cocons.*

bois figurent en bonne place avec mention «vulnérable». Mais cela ne suffit guère, et certains groupements comme le Centre de protection des fourmis des bois (Ameisenschutzwarte) de Würzburg, fondé et dirigé par le professeur K. Gösswald, et ses différentes sections, participent activement à la protection des nids (90) et à leur transplantation dans des zones où elles ont disparu.

Mais les fourmilières sont aussi transplantées à des fins de lutte biologique, pour lutter contre les ravageurs forestiers. En Italie, le professeur Pavan, en étroite collaboration avec les forestiers, effectua de nombreuses transplantations du nord de l'Italie dans les Apennins, en Toscane et même en Sardaigne pour lutter avec succès contre la Processionnaire du pin (*Thaumatopea pityocampa*). Les mêmes méthodes sont utilisées actuellement au sud de la Pologne pour lutter contre un Hyménoptère Pamphiliide ravageur des conifères (*Cephalcia falleni*) (91, 92, 93).

Cette lutte biologique est dans de nombreux cas efficace et hautement souhaitable, car elle permet de limiter l'usage d'insecticides. Mais il

convient de remarquer que l'introduction d'une nouvelle espèce dans un écosystème peut avoir à long ou à court terme des répercussions négatives et toute manipulation dans un écosystème ne peut se faire qu'après de sérieuses études préliminaires, analysant tous les paramètres concernés.

On peut se demander si les fourmis des bois ou fourmis rousses peuvent être considérées comme des espèces utiles. Bien sûr, mais la notion d'espèce «utile» est une notion relative, fondée sur nos propres concepts et rarement sur les concepts biologiques de l'écosystème.

Toutefois, au terme de cet ouvrage, il est nécessaire, une fois encore, de souligner l'importance des fourmis rousses ou fourmis des bois dans l'écosystème forestier. Il est donc indispensable de les protéger activement. Un simple promeneur est parfois plus dangereux pour une fourmilière qu'une nuée de forestiers.

Bibliographie sommaire

- Brian, M.V. 1977. *Ants. The New Naturalist*, Collins (ed.) London, 223 p.
- Brian, M.V. 1983. *Social Insects – Ecology and Behavioural Biology*. Chapman and Hall Ltd (ed.) London, 377 p.
- Buschinger, A. 1985. *Staatenbildung der Insekten, Erträge der Forschung*. Band 223, Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 211 p.
- Chauvin, R. 1979. *Des fourmis et des hommes*. Editions France-Empire, Paris, 186 p.
- Cotti, G. 1963. *Bibliografia ragionata 1930-1963 del gruppo Formica rufa*. Minist. Agric. For., Roma, Collana Verde 8, 413 p.
- Dumpert, K. 1978. *Das Sozialleben der Ameisen*. Pareys Studientexte 18. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 253 p.
- Passera, L. 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Bios – Université Paul Sabatier, Privat (éd.), Toulouse, 360 p.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 548 p.

Dans nos forêts, nos campagnes, nos montagnes, et jusqu'aux portes de nos villes, vit encore (mieux qu'on ne pourrait le croire) toute une société animale dont les figures peuplent nos mythologies intimes: aigles, renards, cerfs, chamois, chouettes, coucous... Mais qui peut se vanter d'avoir pénétré l'intimité de ces farouches voisins?

Entre nos autoroutes, nos supermarchés et nos centrales nucléaires s'ouvrent de larges espaces plus ou moins préservés, des lieux de vie (biotopes) où la nature a gardé ses droits. Le promeneur sait-il quel tissu de relations unit les multiples formes de vie dans le moindre ruisseau, le moindre bosquet?

Les ATLAS VISUELS PAYOT sont l'œuvre de naturalistes de terrain qui s'attachent à faire le tour d'un sujet dont ils sont familiers: telle espèce animale, tel milieu naturel pris dans son ensemble. Un texte clair, d'accès facile, des photographies dont la beauté est inséparable de leur intérêt documentaire, ainsi que des dessins, des cartes, des schémas quand l'exposé l'exige, fournissent au lecteur une information aussi complète que possible. Plus concrètement que des ouvrages à caractère encyclopédique, chacune de ces monographies montre que la découverte de la nature, si elle exige un minimum de connaissances et une certaine assiduité, reste à la portée de tous.

A l'heure où, face aux menaces qui pèsent sur notre environnement, les naturalistes et les «milieux avertis» interpellent d'une manière de plus en plus pressante un public souvent désorienté et vite lassé, une connaissance vécue de la nature (même si elle reste forcément limitée) sera le plus solide fondement d'une prise de conscience des responsabilités individuelles et collectives dans ce domaine. La collection des ATLAS VISUELS n'a d'autre ambition que d'y contribuer.



ISBN 2-601-02215-9



ATLAS VISUELS PAYOT LAUSANNE

9 782601 022155